

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

**CONTRIBUIÇÃO AO CONHECIMENTO DOS LEPIDOSAUROMORPHA (REPTILIA,  
DIAPSIDA) DO TRIÁSSICO SUPERIOR DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL:  
ASPECTOS ANATÔMICOS, FILOGENÉTICOS E PALEOBIOLÓGICOS**



PAULO RODRIGO ROMO DE VIVAR MARTÍNEZ

ORIENTADORA – Profa. Dra. Marina Bento Soares

Porto Alegre – 2019

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

**CONTRIBUIÇÃO AO CONHECIMENTO DOS LEPIDOSAUROMORPHA (REPTILIA,  
DIAPSIDA) DO TRIÁSSICO SUPERIOR DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL:  
ASPECTOS ANATÔMICOS, FILOGENÉTICOS E PALEOBIOLÓGICOS**

PAULO RODRIGO ROMO DE VIVAR MARTÍNEZ

ORIENTADORA – Profa. Dra. Marina Bento Soares

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Cesar Leandro Shultz – Programa de Pós-Graduação em Geociências da  
Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS)

Prof. Dr. Felipe Lima Pinheiro – Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da  
Universidade Federal do Pampa (UNIPAMPA)

Dr. Thiago Rodrigues Simões – Department of Organismic and Evolutionary  
Biology/Museum of Comparative Zoology, Harvard University

Tese de Doutorado apresentado como  
requisito parcial para a obtenção do  
Título de Doutor em Ciências.

Porto Alegre – 2019

## **UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL**

**Reitor:** Rui Vicente Oppermann

**Vice-Reitor:** Jane Fraga Tutikian

## **INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS**

**Diretor:** André Sampaio Mexias

**Vice-Diretor:** Nelson Luiz Sambaqui Gruber

Romo de Vivar Martínez, Paulo Rodrigo

Contribuição ao conhecimento dos Lepidosauromorpha (Reptilia, Diapsida) do Triássico Superior do Rio Grande do Sul, Brasil: aspectos anatômicos, filogenéticos e paleobiológicos. / Fernando Paulo Rodrigo Romo de Vivar Martínez. - Porto Alegre: IGEO/UFRGS, 2019.

[387 f.] il.

Tese (Doutorado).- Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Instituto de Geociências. Porto Alegre, RS - BR, 2019.

Orientadora: Marina Bento Soares

1. Lepidosauromorpha. 2. Triássico. 3. Sequencia Candelária.  
4. Taxonomia. I. Título.

CDU 56:57

---

Catálogo na Publicação

Biblioteca Instituto de Geociências - UFRGS

Renata Cristina Grun

CRB 10/1113

---

Universidade Federal do Rio Grande do Sul - Campus do Vale Av. Bento Gonçalves, 9500 - Porto Alegre - RS - Brasil

CEP: 91501-970 / Caixa Postal: 15001.

Fone: +55 51 3308-6569

E-mail: bibgeo@ufrgs.br

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a oportunidade de ter acesso a uma educação universitária pública e gratuita que, tanto em meu País de origem (México), como neste meu segundo País (Brasil), é na teoria um direito, embora muitas vezes na prática, para ter acesso a ela você precisa partir de um lugar de privilégio. Agradeço, assim, a cada cidadão que pagou minha educação através de seus impostos, com a esperança de que este direito seja uma realidade para todos, e com o compromisso de lutar para que a educação pública seja universal, e de qualidade. Nesse sentido agradeço a Bolsa de Doutorado outorgada pela Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), e à Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) por ter-me acolhido por seis anos (desde que comecei o mestrado até hoje). E, principalmente, ao Instituto de Geociências onde se encontra fisicamente o Programa de Pós-graduação em Geociências, agradecendo, assim, a todos os funcionários, desde o pessoal da limpeza, passando pela portaria, até o pessoal da secretaria e os professores, que fizeram possível uma boa estadia.

Agradeço à minha orientadora Marina Bento Soares pela paciência, confiança e orientação durante o desenvolvimento da tese e outras atividades acadêmicas. Ao Professor Cesar L. Schultz pelo apoio outorgado durante minha estadia no Laboratório de Paleontologia de Vertebrados. E em geral a todos meus companheiros do laboratório. Agradeço desde já a os membros da banca examinadora que aceitaram o convite.

Existem muitas de pessoas por trás desta tese que me apoiaram de diversas formas, pois no momento de fazer uma pós-graduação fora do país natal, todas as outras esferas da vida, que não seja a acadêmica, são importantes e precisam ficar preenchidas para poder ter um bom desenvolvimento nos estudos. Espero não esquecer ninguém, e peço desculpas desde já se isso acontecer.

Quero agradecer particularmente a Agustín G. Martinelli, que foi uma pessoa-chave no desenvolvimento desta tese, com suas dicas e seu apoio acadêmico, mas também pela sua amizade, pelas discussões constantes que sempre tivemos e tenho certeza que continuarão, sobre os mais diversos tópicos que vão desde a paleontologia, a biologia, e da vida fora do âmbito das ciências naturais e da terra. Evidentemente uma tese é escrita com o suporte de muitas pessoas, e, neste caso, Agustín foi um báculo (de Gandalf) muito importante; tentando aprender com ele a ser mais prático e menos “barroco”.

Agradeço à Professora Tânia Dutra, da UNISINOS, pelo alerta sobre o achado de um dos espécimes que fazem parte desta tese, assim como ao Dr. Leonardo Kerber por permitir estudar dito material antes de ser depositado na coleção do CAPPA-UFSM.

Agradeço também a meus grandes amigos e colegas desta caminhada paleontológica: a Alejandrito que sempre está aí, e que na distância sempre está disposto a responder minhas dúvidas existenciais e filosóficas da paleontologia (e ciência em geral), pelos “zapes” e os “no te Alejandres”. À Professora Ana Luisa Carreño (La Doc), por sempre estar atenta aos meus “sinais de fumaça” e responder desde seu “Cubo” com puxada de orelhas e “apapachos”. À Professora Marisol Montellano Ballesteros, também por estar atenta aos meus passos brasileiros, assim como ao Professor Jesús Alvarado, pela ajuda nos momentos que o solicitei. Ao casal Dias-Francischini, Heitor e Paula, que estiveram envolvidos nas burocracias para meu retorno. A Thiaguito, por ajudar-me a resolver minhas dúvidas ‘dentárias’, e se emocionar e achar prazer (ele sabe bem a que me refiro) nos afazeres acadêmicos, e pelas bandas pela cidade com seus respectivos diálogos. A Tomaz, com quem tenho muito que aprender, admirando sua capacidade de associação. Agradeço sua ajuda com algumas de minhas dúvidas, e também todos os seus ensinamentos sobre a cultura brasileira, e por estar junto neste processo de doutorado na Sala 114. A Voltaire, que sempre teve a esperança de que eu voltaria, e que sempre fornece um espaço muito bom para conversar sobre minhas viagens mentais, sobre questões mais filosóficas da paleontologia. Ao Jovem Pedrito, por seu apoio técnico com as tomografias. E à Cami, pela ajuda com os detalhes de campo de Vale de Sol.

Durante estes seis anos de pós-graduação no laboratório, tenho passado por diversas pessoas, mas existem algumas que foram muito importantes, por sua preocupação com minha pessoa dentro dos mundos acadêmico e pessoal. Quero agradecer neste sentido a Marcel, Dessa, Jonh Lennon, Alessandra, e salientar as ajudas atenciosas com o português e inglês. Outros colegas importantes nesta aventura paleontológica portoalegrense foram Marcozinho, Felipe, Flávio, e Brodsky. E não poderia deixar de esquecer Fábio, com quem não só compartilhei o teto do laboratório, mas também o teto do lar, e as angústias da vida e do mundo acadêmico, bem como as alegrias, e com quem tenho aprendido muito. Obrigado meu irmão por tudo que passamos juntos. E, da mesma forma, quero agradecer à Dri, quem sempre será “mi hermanita” e que tenho certeza de que a gente se encontrará ainda na frente. Às confraternizações em meio do queijo mineiro, com altos papos no lar de André e Cris, esse lar onde o tempo para.

Além dos colegas do laboratório, quero agradecer a dois colegas muito especiais, pois nos almoços na ESEFEDI (e não só aí), surgiu uma amizade paleontológica e alimentar, que poderia, às vezes, suprir as sessões de terapia psicológica, e, outras vezes, se complementar, e que graças a esses ouvidos, mas também às suas dicas, ajudaram-me muito a não surtar durante este período de doutorado. Obrigado Simone e Elver.

Obviamente, não poderia esquecer meu querido psicólogo Gustavo Nogueira, que apesar de ser o trabalho dele, acredito que seja um ótimo profissional, e quem me ajudou muito a encontrar estratégias, a entender um pouco meus processos, abrir os olhos, e me ensinou que se, por um lado, ser autodidata é bom, pedir ajuda é permitido. E embora tenha me dado alta com mais esperança que a minha na conclusão desta tese, sempre estive aí do outro lado do Whats nestes últimos meses sem terapia.

Quero agradecer também a meus amigos, que embora não sejam parte do mundo paleontológico, são parte importante no meu caminhar brasileiro, que de uma ou outra forma tem afetado meu doutorado. Assim, quero agradecer à Lou (e Elisa), por ter um cantinho para desfrutar da boa culinária, da poesia da vida e desabafar das pressões acadêmicas. À Cibele, por esses abraços e risadas, assim como sua atenta escuta e companhia na distância. E à Cris, que no início do doutorado abafou várias de minhas crises. A meu ex-colega de apartamento e mais um irmão brasileiro, Luiz, quem sempre teve uma mão para me ajudar. A meus amigos mexicanos, que sempre estão aí para me escutar, “apapachar”, aconselhar, e dar também uma puxada de orelhas, em particular a Eleonor, Paty, Anita, Sol, Germán, Marcelita, Alicia, Jazz, Diego, Aurora, Tania, Alma, Mariana, e Anaid.

Embora já tenha agradecido às pessoas do laboratório, queria agradecer em particular pelo respeito sempre recebido, desde Marina e Schultz até meus colegas, por sua grande qualidade humana, pois sendo o Instituto de Geociências um dos espaços mais machistas e lgbtfóbicos, segundo uma pesquisa interna da própria UFRGS uns anos atrás, ao que parece as coisas estão mudando. Dentro do laboratório sempre fui respeitado e nunca sofri nenhum tipo de transfobia, o que, infelizmente, ainda é um privilégio e não uma situação cotidiana. Esperando que os espaços universitários em um futuro sejam ocupados por todos.

E nesta caminhada paralela, queria muito agradecer aos homens do coletivo HTA (Homens Trans em Ação). Especialmente a Eric, que abriu as portas de sua casa, e de sua família, e que abriu uma porta aqui em meu coração onde ele habita. Agradeço à família do Eric que muitas vezes me adotou, obrigado: Gabriela (pela assessoria na língua

portuguesa e inglesa também), Bitá, e Patrícia. A Leonardo Flores, um baita exemplo de homem, e ser humano, uma pessoa que sempre está aí para ajudar. A meu querido Caio Ramos, que junto com Eric são meus mestres brasileiros do gênero, e por sua escuta e apoio no período final da tese. O caminhar ao lado destes amigos me fez esbarrar com uma pessoa a qual quero agradecer, principalmente na primeira fase do doutorado, pois esse esbarramento se desdobrou em uma oportunidade de compartilhar e aprender, obrigado Mari.

Agradeço também oportunidade de conhecer pessoas maravilhosas como são Rosa Posas, Viviane Vergueiro, Mauro Cabral e Blas Radi, Gabrie, Loahana Berkins (*In memoriam*), Genésis (quem me jogou neste mundo do ativismo), e outras pessoas LGBTI de diferentes contextos latino-americanos que me permitem entender as diversas realidades, por vezes alheias às minhas, e por isso, em parte, foi o meu agradecimento inicial à oportunidade de ter estudado em uma Universidade Pública. Agradeço a elas também, por serem pessoas que estão na luta constante pelos direitos humanos. Quero particularmente agradecer à escuta atenta de Blas Radi e Moi, neste último período da elaboração da tese.

Por último, mas não menos importante, agradecer às minhas avós, Olga e Luz (os dois pilares de minhas famílias), a meus pais Silvia e Víctor, a meus tios Jorge e Marisolita, Pesho e Virginia, Olga e Eblén, e Karime e Francisco, a meus irmãos Julian e Jorge. À minha outra mãe Lucia, e ao meu outro pai Ricardo. A meus primos Gabo, Luisa, Daniel (junto à Ana Ju e Mika), Eblén, Natalia, Karime e Julia. A Víctor Ferragut (*in memoriam*), e meu abuelo Pepe que sem te-lo conhecido, sempre tem estado aqui perto. Todos são um grande exemplo e apoio para mim.

Obrigado a Toni, Jo, Kenny e todos os que eu incomodo cedo ao gastar energias para poder ter o foco nas tarefas acadêmicas, principalmente a Cica, Lucas, Isabella, Denisse, Nelly e Gustavito, Rodrigo, Lari e Diógenes, Aurélio, Luciana, Eloi, Ju, e principalmente a Fer por apaziguar meu espírito.

Obrigado a Mauricio, por compartilhar o teto, e aprender a conviver entre nós sem nos matarmos.

Muito obrigado a todes!

## RESUMO

Lepidosauromorpha e Archosauromorpha são os dois grandes grupos dentro de Diapsida. O primeiro é composto por Lepidosauria e os seus stem taxa, todos extintos. Na atualidade o grupo está unicamente representado por Lepidosauria (Squamata e Rhynchocephalia) e encontra-se amplamente distribuído pelo mundo, ocupando diversos habitats. Das 10.418 espécies viventes conhecidas, apenas *Sphenodon punctatus* pertence a Rhynchocephalia. Apesar de no passado o grupo também ter sido diverso, sua origem e evolução inicial encontram-se ainda pouco conhecidas. Indiretamente, estima-se que o surgimento do grupo deve ter ocorrido no Permiano, embora o primeiro fóssil atribuído a um Lepidosauromorpha tenha idade triássica. No contexto sulamericano, na Argentina e no Brasil estão os registros mais antigos (Noriano), representados pelos rincocefálios, *Sphenotitan leyesi*, da Argentina, e *Clevosaurus brasiliensis*, do Brasil, e pelo lepidossauromorfo *Cargninia enigmatica*. Os dois últimos são provenientes da Zona de Associação (ZA) de *Riograndia* da Sequencia Candelária (Supersequência Santa Maria do Rio Grande do Sul). Novos materiais inéditos têm sido coletados na ZA de *Riograndia*, e, também, na mais antiga ZA de *Hyperodapedon*, de idade Carniana. A presente tese traz novas contribuições ao conhecimento dos Lepidosauromorpha sulamericanos, na forma de quatro artigos científicos. Assim, a tese fornece o seguinte aporte de contribuições: o registro da evidência mais antiga de osteomielite em rincocefálios, observadas em mandíbulas de *Clevosaurus brasiliensis*; a descrição de uma nova espécie de rincocefálio para ZA de *Riograndia*; a revisão anatômica e o posicionamento filogenético de *Cargninia enigmatica*; a descrição de novos materiais de lepidossauromorfos da ZA de *Riograndia*; e a descrição de um novo rincocefálio baseado em um fragmento de palatino para a ZA de *Hyperodapedon*, junto com a descrição detalhada do palatino de *Clevosaurus brasiliensis*. Através de abordagens anatômica, taxonômica, filogenética, paleoecológica e paleobiológica, os artigos integrantes da tese, em conjunto, fornecem novas informações sobre a história inicial dos (Lepidosauromorpha (Lepidosauria)) e sua radiação no início do Mesozoico.

## ABSTRACT

Lepidosauromorpha and Archosauromorpha are the largest groups inside the Diapsida clade. Lepidosauromorpha comprises Lepidosauria and its stem taxa, all extinct. Currently, the group is only represented by Lepidosauria (Squamata and Rhynchocephalia), being widely distributed across the world, occupying several habitats. There are 10.418 known extant species, but only *Sphenodon punctatus* belongs to Rhynchocephalia. Despite the past diversity of the group, its origin and early evolution are still little known. Indirectly, it is estimated that the rise of the group should have occurred during the Permian, although the first fossil attributed to Lepidosauromorpha is of Triassic age. In the South American context, the oldest records (Norian) are found in Argentina and Brazil, comprising the rhynchocephalians *Sphenotitan leyesi*, from Argentina, and *Clevosaurus brasiliensis*, from Brazil, as well as the lepidosauromorph *Cargninia enigmatica*. The Brazilian taxa come from the *Riograndia* Assemblage Zone (AZ) of the Candelária Sequence (Santa Maria Supersequence of Rio Grande do Sul State). New undescribed specimens have been collected from the *Riograndia* AZ, but also from the older *Hyperodapedon* AZ, of Carnian age. The present thesis brings new contributions to the South American Lepidosauromorpha knowledge and is organized into four scientific papers. Thus, the thesis furnishes the following contribution: the record of the oldest evidence of osteomyelitis in Rhynchocephalians observed in jaws of *Clevosaurus brasiliensis*; the description of a new species of rhynchocephalian from the *Riograndia* AZ; the anatomical revision and phylogenetic position of *Cargninia enigmatica*; the description of new lepidosauromorphs material from the *Riograndia* AZ; a new rhynchocephalian based on a palatine fragment from the *Hyperodapedon* AZ, along with the detailed description of the palatine of *Clevosaurus brasiliensis*. Through anatomical, taxonomic, phylogenetic, paleoecological and paleobiological approaches, the set of articles that compose the thesis provides new information about the initial history of (Lepidosauromorpha (Lepidosauria)) and its radiation at the beginning of the Mesozoic.

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura Capa.</b> Reconstrução em vida de <i>Clevosaurus brasiliensis</i> em disputa. Da autoria de Voltaire Paes Neto.	
<b>Figura 1.</b> <i>Clevosaurus brasiliensis</i> . Exemplar UFRGS-PV-0748-T	22
<b>Figura 2.</b> <i>Clevosaurus brasiliensis</i> . Exemplar UFRGS-PV-0752-T	23
<b>Figura 3.</b> <i>Clevosaurus brasiliensis</i> . Exemplar UFRGS-PV-0753-T	24
<b>Figura 4.</b> <i>Clevosaurus brasiliensis</i> . Exemplar UFRGS-PV-0754-T	26
<b>Figura 5.</b> <i>Clevosaurus brasiliensis</i> . Exemplar UFRGS-PV-0758-T	27
<b>Figura 6.</b> <i>Clevosaurus brasiliensis</i> . Exemplar UFRGS-PV-0613-T	28
<b>Figura 7.</b> Rincocefálio indet. Exemplar CAPP/UFMS 0226	30
<b>Figura 8.</b> <i>Cargninia enigmatica</i> . Exemplar UFRGS-PV-1027-T (Holótipo)	31
<b>Figura 9.</b> Material de Lepidosauromorpha indeterminado. Exemplar UFRGS-PV-0743-T	32
<b>Figura 10.</b> Exemplar UFRGS-PV-0819-T	34
<b>Figura 11.</b> <i>Clevosaurus brasiliensis</i> . Exemplar UFRGS-PV-0827-T	35
<b>Figura 12.</b> Rincocefálio indet. Exemplar MMACR-PV-051-T	36
<b>Figura 13.</b> Mapa da localização dos afloramentos	39
<b>Figura 14.</b> Crono e bioestratigrafia das unidades triássicas com (ZA) de vertebrados do Sul do Brasil	40
<b>Figura 15.</b> Perfil estratigráfico do afloramento Degrau, em Vale do Sol	42
<b>Figura 16.</b> Perfil estratigráfico do afloramento Linha São Luiz, em Faxinal do Soturno	43
<b>Figura 17.</b> Hipóteses iniciais sobre a evolução do crânio dos Squamata	47
<b>Figura 18.</b> Cladograma de Gauthier, <i>et al.</i> , (1988) (Lepidosauromorpha)	50
<b>Figura 19.</b> Cladograma de Laurin (1991)	53
<b>Figura 20.</b> Árvore estratofilogenética de Lepidosauromorpha	55
<b>Figura 21.</b> Cladograma de Gauthier <i>et al.</i> (1988) (Rhynchocephalia)	57
<b>Figura 22.</b> Cladogramas de Herrera-Flores <i>et al.</i> (2018)	60
<b>Figura 23.</b> Cladograma resultante de Wu (1994)	61
<b>Figura 24.</b> Cladogramas resultantes de Hsiou <i>et al.</i> (2015)	62
<b>Figura 25.</b> Cladograma resultante de Reynoso (1996)	63
<b>Figura 26.</b> Cladograma resultante de Rauhut <i>et al.</i> (2012)	64
<b>Figura 27.</b> Cladograma resultante de Apesteguía e Novas (2003)	64
<b>Figura 28.</b> Relações dentro de Squamata segundo Camp (1923)	66
<b>Figura 29.</b> Cladograma de Estes, <i>et al.</i> (1988)	67
<b>Figura 30.</b> Hipótese filogenética de Conrad (2008), baseada em dados morfológicos	69
<b>Figura 31.</b> Uns dos cladogramas de Gauthier <i>et al.</i> (2012)	70
<b>Figura 32.</b> Cladograma da filogenia de Squamata (dados mistos)	73
<b>Figura 33.</b> Cladograma da filogenia de Squamata (dados morfológicos Simões <i>et al.</i> 2018.)	74
<b>Figura 34.</b> Cladograma da filogenia de Squamata (dados mistos, Simões <i>et al.</i> , 2018)	75
<b>Figura 35.</b> Quadrado esquerdo de <i>Tupinambis</i> sp	78
<b>Figura 36.</b> Processo retroarticular	78
<b>Figura 37.</b> Úmero direito de <i>Clevosaurus hudsoni</i>	79
<b>Figura 38.</b> Cintura escapular de <i>Liolaemus occipitalis</i>	79
<b>Figura 39.</b> Reconstrução de <i>Planocephalosaurus</i>	80
<b>Figura 40.</b> Crânio de <i>Iguania iguania</i> onde está destacado o lacrimal	82
<b>Figura 41.</b> Porção distal do membro posterior esquerdo de <i>Homoeosaurus</i>	82
<b>Figura 42.</b> Vértebras caudais em vista dorsal, onde se observa o plano de fratura	83
<b>Figura 43.</b> Detalhe do articular em vista dorsal de <i>Lacerta viridis</i>	83
<b>Figura 44.</b> Sinapomorfias de Rhynchocephalia e Sphenodontia	87
<b>Figura 45.</b> Principais mudanças no crânio de Lepidosauromorpha, em vista lateral	95
<b>Figura 46.</b> Principais mudanças no crânio de Lepidosauromorpha, em vista dorsal	96
<b>Figura 47.</b> Principais mudanças no crânio de Lepidosauromorpha, em vista palatal	99
<b>Figura 48.</b> Cladograma resumido de Lepidosauromorpha, com suas tendências evolutivas	100

<b>Figura 49.</b> Implantação dentária	106
<b>Figura 50.</b> Tipos de fixação dos dentes	107
<b>Figura 51.</b> Holotipo de <i>Paliguana whitei</i>	109
<b>Figura 52.</b> Kuehneosauridae	111
<b>Figura 53.</b> <i>Sophineta cracoviensis</i>	112
<b>Figura 54.</b> <i>Coartaredens isaaci</i>	113
<b>Figura 55.</b> <i>Fraxinisaura rozynekae</i>	113
<b>Figura 56.</b> <i>Tamaulipasaurus morenoi</i>	115
<b>Figura 57.</b> <i>Diphydontosaurus</i>	120
<b>Figura 58.</b> <i>Gephyrosaurus bridensis</i>	121
<b>Figura 59.</b> <i>Megachirella wachtleri</i>	128
<b>Figura 60.</b> <i>Marmoretta oxoniensis</i>	129
<b>Figura 61.</b> <i>Bharatagama rebbanensis</i>	131
<b>Figura 62.</b> Lagartos do Bathoniano de Kirtlington Inglaterra	132
<b>Figura 63.</b> <i>Eichstaettisaurus schroederi</i> e <i>Ardeosaurus digitatellus</i>	133
<b>Figura 64.</b> Exemplos de <i>Huehuecuetzpalli mixtecus</i>	136
<b>Figura 65.</b> <i>Sphenotitan leyesi</i>	140
<b>Figura 66.</b> <i>Sphenocondor gracilis</i>	141
<b>Figura 67.</b> <i>Priosphenodon avelasi</i>	143
<b>Figura 68.</b> <i>Priosphenodon minimus</i>	144
<b>Figura 69.</b> <i>Lamarquesaurus cabazai</i>	147
<b>Figura 70.</b> <i>Kawasphendon expectatus</i>	148
<b>Figura 71.</b> Frontais fusionados do Squamata indeterminado procedente da “La Buitrera”	149
<b>Figura 72.</b> Vértices articuladas do Squamata indeterminado da Formação Admantina	150
<b>Figura 73.</b> Esqueleto de <i>Olindalacerta brasiliensis</i>	152
<b>Figura 74.</b> Análises filogenéticas de Simões <i>et al.</i> (2014)	153
<b>Figura 75.</b> Esqueleto articulado de <i>Tijubina ponteii</i>	154
<b>Figura 76.</b> Esqueleto de <i>Calanguban alamoii</i>	157
<b>Figura 77.</b> <i>Pristiguana brasiliensis</i>	159
<b>Figura 78.</b> <i>Brasiliguana prudentes</i>	160
<b>Figura 79.</b> <i>Guaragama sulamericana</i>	161
<b>Figura 80.</b> Cladograma mostrando as relações dentro de Rhynchocephalia	164
<b>Figura 81.</b> <i>Rhynchosauroides retroversipes</i>	167

## SUMÁRIO

Texto explicativo da estrutura da tese.....	14
<b>PARTE I.....</b>	<b>15</b>
<b>1. INTRODUÇÃO.....</b>	<b>15</b>
<b>2. OBJETIVOS.....</b>	<b>18</b>
<b>3. MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>18</b>
<b>3.1. Material.....</b>	<b>19</b>
<b>3.2 Métodos.....</b>	<b>36</b>
<b>4. ESTADO DA ARTE.....</b>	<b>38</b>
<b>4.1 Contexto geológico da área de estudo.....</b>	<b>38</b>
<b>4.2. O clado Lepidosauromorpha.....</b>	<b>44</b>
<b>4.2.1. Aspectos gerais e históricos.....</b>	<b>44</b>
<b>4.2.1. Relações filogenéticas de Lepidosauromorpha.....</b>	<b>52</b>
<b><i>4.2.2.1 Relações filogenéticas de</i></b>	
<b><i>Rhynchocephalia.....</i></b>	<b>55</b>
<b><i>4.2.2.2 Relações filogenéticas de Squamata.....</i></b>	<b>65</b>
<b>4.2.3 Diagnose de Lepidosauromorpha.....</b>	<b>76</b>
<b>4.2.4. Diagnose de Lepidosauria.....</b>	<b>80</b>
<b><i>4.2.4.1. Diagnose de Rhynchocephalia e Sphenodontia.....</i></b>	<b>85</b>
<b><i>4.2.4.2. Diagnose de Squamata.....</i></b>	<b>88</b>
<b>4.2.5. Tendências evolutivas de Lepidosauromorpha a Lepidosauria.....</b>	<b>92</b>
<b>4.2.6. Breves notas sobre a dentição em lepidossauros, com ênfase na</b>	
<b>implantação dentária.....</b>	<b>102</b>
<b>4.3. Registro fóssil.....</b>	<b>108</b>
<b><i>4.3.1. Registro fóssil e origem de Lepidosauromorpha.....</i></b>	<b>108</b>
<b><i>4.3.2. Registro fóssil e origem de Lepidosauria.....</i></b>	<b>117</b>
<b><i>4.3.3. O registro fóssil Mesozoico na América do Sul.....</i></b>	<b>138</b>
<b><i>4.3.3.1. Os Rhynchocephalia na América do Sul.....</i></b>	<b>138</b>

4.3.3.2. <i>Os Squamata na América do Sul</i> .....	148
4.3.3.3. <i>Comentários sobre os Lepidosauromorpha do Triássico do Rio Grande do Sul (conhecidos antes do desenvolvimento da tese)</i> .....	162
<b>5. ANÁLISE INTEGRADORA</b> .....	168
5.1. <b>Considerações finais</b> .....	175
<b>6. REFERÊNCIAS</b> .....	180
<b>PARTE II</b> .....	196
<b>ARTIGO 1:</b> Evidence of osteomyelitis in the dentary of the late Triassic rhynchocephalian <i>Clevosaurus brasiliensis</i> (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from southern Brazil and behavioural implications.....	197
<b>ARTIGO 2:</b> A new rhynchocephalian from the Late Triassic of southern Brazil enhances eusphenodontian diversity.....	220
<b>ARTIGO 3:</b> To be or not to be: The hidden side of <i>Cargninia enigmatica</i> and other puzzling remains of Lepidosauromorpha from the Upper Triassic of Brazil.....	285
<b>ARTIGO 4:</b> New sphenodontian specimen in the Carnian (Late Triassic) of southern Brazil and comments on the palatine bone of Brazilian rhynchocephalians.....	340
<b>PARTE III</b> .....	367
<b>ANEXOS</b>	
Quadro A1 Mudanças nas posições filogenéticas em alguns taxa.....	367
Quadro A2 Registro de Lepidosauromorpha não-Lepidosauria.....	371
Quadro A3 Registro Mesozoico de Rhynchocephalia.....	372
Quadro A4 Material dos holótipos de Rhynchocephalia.....	379
Quadro A5 Registro Triássico – Jurássico de Squamata.....	382
Quadro A6 Registro Mesozoico de Squamata na América do Sul.....	385
Quadro A7 Dentição em Palatinos de Rhynchocephalia com palatino exposto.....	386

***Sobre a Estrutura desta Tese:***

Esta tese de Doutorado está estruturada em torno de artigos publicados em periódicos segundo a Norma 103 – Submissão de Teses e Dissertações do Programa de Pós-Graduação em Geociências (PPGGEO) da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Conseqüentemente, sua organização compreende as seguintes partes principais:

- a) Introdução sobre o tema e descrição do objeto da pesquisa da tese de Doutorado, os objetivos, os métodos de e o estado da arte sobre o tema de pesquisa.
- b) Contem os artigos publicados em periódicos, ou submetidos a periódicos com corpo editorial permanente e revisores independentes, escritos pelo autor durante o desenvolvimento de seu Doutorado.
- c) Anexos, compreendendo: trabalhos nos quais o pós-graduando é autor ou coautor, resumos publicados em eventos, diretamente e indiretamente relacionados ao tema central da tese, bem como documentação pertinente de natureza numérica (Quadros, cálculos), gráfica (figuras, diagramas, mapas, seções) e fotográfica que, por sua dimensão e/ou natureza não pode ser incluída no(s) artigo(s).

## PARTE I

### 1. INTRODUÇÃO

O clado Lepidosauomorpha está constituído pelo clado Lepidosauria (Squamata e Rhynchocephalia) e os seus *stem taxa* (todos extintos). Inserido dentro do clado Diapsida, Lepidosauomorpha tem com grupo-irmão o clado Archosauomorpha (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988). Os Lepidosauria formam o grupo de “répteis” com a maior diversidade de espécies, amplamente distribuídas pelo mundo (EVANS, 2003). Dentro de Diapsida, Lepidosauria só perde, em termos de diversidade taxonômica, para as aves (SIMOES *et al.*, 2018). Novas espécies vêm sendo descritas continuamente e, neste sentido, podemos mencionar que, durante o período da elaboração desta tese, 512 novas espécies viventes de Lepidosauria foram descritas, passando-se de 9.906 espécies em 2015, para a 10.418 espécies viventes reportadas até o segundo semestre de 2018 (UETZ, 2010; UETZ;HOSEK, 2019). Das espécies conhecidas, somente uma, *Sphenodon punctatus*, pertence a Rhynchocephalia; todas as demais espécies estão distribuídas dentro do grupo dos Squamata (UETZ, 2010; UETZ;HOSEK, 2019).

As origens de Lepidosauomorpha e Lepidosauria não são ainda muito claras, em grande parte porque o registro fóssil mais antigo é escasso e, às vezes, é fragmentário e/ou mal preservado. Entretanto, se tem evidências de que Lepidosauomorpha também foi diverso e cosmopolita no passado, representado no início do Mesozoico principalmente por integrantes de Rhynchocephalia, e, a partir do Cretáceo até a atualidade, por integrantes de Squamata (EVANS; PRASAD, MANHAS, 2002; EVANS, 2003; EVANS; JONES, 2010; RAGE, 2013; SIMÕES *et al.*, 2018). O registro mais antigo aceito de Lepidosauomorpha trata-se de um crânio de *Paliguana whitei* do Triássico Inferior da África do Sul (EVANS, 2003; EVANS; JONES, 2010; BENTON *et al.*, 2015). Já o registro mais antigo de Lepidosauria é constituído de um par de mandíbulas conferidas ao rincocefálio *Diphydontosarus* do Triássico Médio da Alemanha (JONES *et al.*, 2013).

Independente da falta de registro fóssil de Lepidosauomorpha anterior ao Triássico, com a integração de dados indiretos, como os registros mais antigos de Archosauomorpha (Permiano), e datações com base em relógios moleculares, cada vez se tem maior consenso de que a origem do grupo deve ter ocorrido no Permiano. Deeste modo, os primeiros lepidossauros teriam sobrevivido à extinção Permo-Triássica (e.g. EVANS; JONES, 2010; EZCURRA; SCHEYER, BUTLER, 2014; JONES *et al.*, 2013; SIMÕES *et al.*, 2018 ).

Com relação ao registro Mesozoico de lepidossauros na América do Sul, este se encontra restrito à Argentina e ao Brasil, e, em sua maioria, procede de rochas cretáceas. O grupo melhor representado no Cretáceo é Rynchocephalia, sendo mais abundante na Argentina. Mas, no caso dos “lagartos” (Squamata), estes estão, em sua maioria, distribuídos no Brasil. Adicionalmente aos materiais cretáceos, existem registros mais antigos, do Triássico Superior, tanto na Argentina como no Brasil. Na Argentina, os materiais triássicos são oriundos da Formação Quebrada del Barro, que conta com vários espécimes do rincocéfalo *Sphenotitan leyesi* (MARTÍNEZ *et al.*, 2015), porém sem a presença de outros taxa de lepidossauros. Para o Brasil foram reportados o rincocéfalo *Clevosaurus brasiliensis* e o lepidossauro não-lepidosauria *Cargnina enigmatica*, que originalmente foi relacionado com os Kuehneosauridae (e.g. *Icarosaurus*) (BONAPARTE; SUES, 2006; BONAPARTE *et al.*, 2010). Ambos os taxa brasileiros foram recuperados em camadas relacionadas ao topo da Sequencia Candelária da Supersequência Santa Maria (HORN *et al.*, 2014), vinculadas à Zona de Associação de *RioGrândia*, de idade Noriana.

Existem poucas localidades triássicas no mundo onde são encontrados simultaneamente representantes de dois grupos distintos de lepidossauros. Assim, o registro de lepidossauros da Sequencia Candelária da Supersequência Santa Maria é importante para se entender e reconstruir a história inicial do grupo, principalmente na América do Sul. Mas além das camadas portadoras dos dois taxa já conhecidos – *Clevosaurus* e *Cargnina* - também novas localidades com lepidossauros pertencentes à base da Sequência Candelária, portanto, mais antigas, têm sido descobertas

nos últimos anos. A atribuição dos novos materiais à Zona de associação de *Hyperodapedon*, de idade Carniana, faz deles os registros mais antigos para América do Sul até agora conhecidos.

Com exceção de uma nova espécie de rincocefálio que está sendo descrita por Hisiou *et al.* (*in press*), três novas ocorrências são objetos de estudo da presente Tese: dois materiais também atribuídos a rincocefálios, um da ZA de *Riograndia* e o outro da Za de *Hyperodapedon*, e um terceiro, vinculado a *Cargninia*.

O estudo desses materiais inéditos carrega o potencial de gerar novas informações sobre os lepidossauromorfos no início do Mesozoico, contribuindo no entendimento sobre os passos anatômicos iniciais na evolução do grupo. E, neste contexto, se justifica a revisão de materiais já conhecidos, como *Cargninia* e *Clevosaurus*, o que deve ampliar não só o conhecimento sobre estes *taxa*, mas também possibilitar discussões sobre aspectos paleobiológicos e paleocológicos de Lepidosauromorpha.

## 2. OBJETIVOS

### 2.1. Objetivo geral

O objetivo geral é da presente tese de doutorado é ampliar o conhecimento acerca da diversidade dos (Lepidosauromorpha (Lepidosauria)) no início do Mesozoico através de estudos anatômicos, taxonômicos, filogenéticos, paleoecológicos e paleobiológicos com base em materiais inéditos e, também, *taxa* já publicados provenientes do Triássico Superior do Rio Grande do Sul.

### 2.2. Objetivos específicos

A) Descrever uma possível patologia no dentário de *Clevosaurus brasiliensis* e suas implicações paleoecológicas;

B) Descrever um novo espécime de Rhynchocephalia (CAPPA/UFSM 0226), correspondendo a um dentário com dentição bem preservada, que potencialmente deve corresponder a uma nova espécie;

C) Revisar o holótipo de *Cargininia enigmatica* (UFRGS-PV-1027-T), com aporte de novos dados anatômicos e discussão sobre seu posicionamento filogenético;

D) Descrever materiais inéditos (UFRGS-PV-0743 -T; UFRGS-PV-0819-T; UFRGS-PV-0830-T) de lepidossauromorfos;

E) Realizar análises cladísticas com a inclusão de *Clevosaurus brasiliensis*, *Cargininia enigmatica* e dos novos materiais descritos;

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### *Abreviações Institucionais:*

CAPPA/UFMS, Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica, Universidade Federal de Santa Maria, São João do Polêsine, RS, Brasil.

MCN-PV, Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (PV, coleção de Paleontologia de Vertebrados), Porto Alegre, RS, Brasil.

MMACR-PV-T, Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues, Candelária, RS, Brasil.

UFRGS-PV-T, Universidade Federal Rio Grande do Sul (PV, coleção de Paleontologia de Vertebrados; T, Triássico), Porto Alegre, RS, Brasil.

#### *Abreviações anatômicas:*

**1 mt**; primeiro metatarsal, **5 mt**; quinto metatarsal, **An**; dente adicional *n*, **adt**; dentes adicionais, **an**; angular, **art**; articular, **as-cal**; astrágalo e calcâneo fusionados, **bo**; basioccipital, **bs**; basisfenoide, **C**; coronoide, **Can**; dente caniniforme, **Ca. Mk**; Canal de Meckel, **cm**; crista medial, **Co**; côndilo, **coc**; côndilo cefálico, **cp**; crista posterior, **ct**; crista timpânica, **Cr**; crista, **Cs**; Lado Coronal (s para side em inglês), **cx**; complexo, **D**; dentário, **di**; dente isolado; **des**; desgaste, **d rp**; dente de remplazo, **ecl**; dentes de eclosão, ecte; ectepicondilar, **ee**; entalhe esquamosal, **elq**; entalhe lateral do quadrado, **Fa**; Faceta; **Fart**; faceta articular *para*, **fc**; facial, **fl**; flange, **Fo**; foramen, **Fr**; frontal, **frp**; plano de fratura, **i**; Interclavícula, **J**; jugal, **L**; lateral, **I**; lacrimal, **Ls**; Lado Labial (s para side em inglês), **m**; mandibular, **mx**; maxilar, **na**; nasal, **orb**; órbita, **Os 2** Osso secundário, **p.** posterior, **Pal**; palatino, **Par**; parietal, **Pfr**; pré-frontal, **Pl.Lf/n**; dente *n* da filera lateral do palatino, **Pl.n/n**; dente *n* da filera *n* do palatino; **pl**; posterolateral, **Pmx**; pré-maxilar, **poart**; porção ossea da articulação do joelho **PoFr**; pós-frontal, **Porb**; pós-orbital, **pr**; processo, **prart**; pré-articular, **Prj ven.** Projeção ventral, **ps**; espaço periodontal, **psf**; paraesfenoide; **pt**; pterigoide, **q**; quadrado, **qj**; quadradojugal, **rp**; pit de

substituição, **t**; tarsal, **sborb**; sub-orbital, **sf**; esfenoides, **so**; supraoccipital, **sq**; esquamosal, **st**; estribo, **suc**; Dentes de sucessão, **sur**; surangular, **vo**; vômer.

### 3.1. Material

O material usado no presente estudo provém de dois afloramentos da Sequência Candelária da Supersequência Santa Maria (Triássico Superior do Rio Grande do Sul, Brasil): (1) o afloramento Linha São Luiz (localidade que faz parte do topo da Sequência Candelária), localizado no município de Faxinal do Soturno; a associação faunística característica deste afloramento é relacionada à Zona de Associação de *Riograndia* (Noriano); e (2) o afloramento Degrau (localidade que faz parte da base da Sequência Candelária, situado no município de Vale do Sol; a associação faunística encontrada em Vale do Sol é identificada como parte da Zona de Associação de *Hyperodapedon* (Carniano) (Soares *et al.*, 2011; Horn *et al.*, 2014; Scartezini *et al.*, 2018). Ver mais detalhes na seção 4.1.

Todos os exemplares provenientes do afloramento Liha São Luiz, com exceção de um (CAPPA/UFSM 0226), encontram-se depositados na coleção do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados, do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia (DPE) do Instituto de Geociências (IGEO) da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, Rio Grande do Sul Brasil. Em sua maioria, foram coletados durante diversos trabalhos de campo iniciados no ano 2000, com coordenação do Dr. José Fernando Bonaparte, com financiamento da *National Geographic Society*, e, posteriormente, levados a cabo pela equipe da UFRGS.

O exemplar CAPPA/UFSM 0226 encontra-se depositado no Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM), em São João do Polêsine, Rio Grande do Sul, Brasil. Dito material foi coletado em trabalho de campo realizado pela Universidade do Vale do Rio dos Sinos (UNISINOS), na disciplina Paleontologia e Geologia Histórica, sob a regência da Profa. Dra. Tania Dutra, no segundo semestre de 2016.

O único exemplar proveniente do afloramento Degrau, MMACR-PV-051-T, encontra-se depositado no Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues,

em Candelária, Rio Grande do Sul, Brasil, e foi coletado pela equipe do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS em parceria com o Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues.

A seguir serão brevemente apresentados os materiais que foram estudados durante o desenvolvimento da tese de doutorado, objetos de investigação dos quatro artigos científicos.

**Artigo 1.** “Evidence of osteomyelitis in the dentary of the late Triassic rhynchocephalian *Clevosaurus brasiliensis* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from southern Brazil and behavioural implications”. Publicado no periódico *Historical Biology*, 2107,29 (3): 320-327. DOI: 10.1080/08912963.2016.1158258

Lepidosauria Haeckel, 1866

Rhynchocephalia Günther, 1867

Sphenodontia Williston, 1925

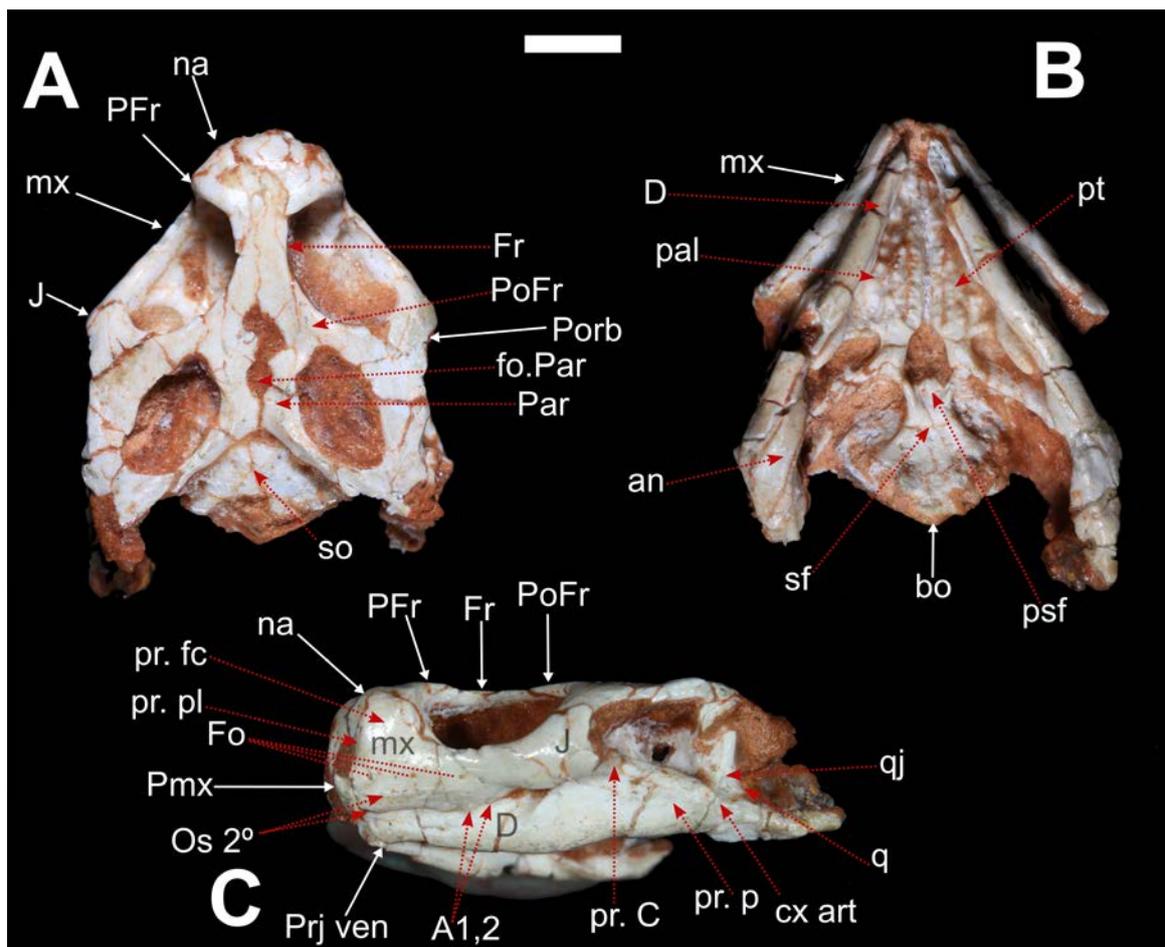
Clevosauridae Bonaparte & Sues, 2006

*Clevosaurus brasiliensis* Bonaparte & Sues, 2006

#### **UFRGS-PV-0748-T (Figura 1)**

Corresponde ao holótipo. É um sincrânio quase completo em oclusão, dorsoventralmente comprimido, faltando elementos da região posterior. Encontra-se em bom estado de preservação, embora, apresente fraturas e rachaduras que, às vezes, dificultam o reconhecimento das suturas. Para mais detalhes sobre este exemplar, consultar Bonaparte e Sues (2006).

Cabe destacar que na região da sínfise de ambos os lados da mandíbula, ventralmente, há um tecido ósseo com uma textura diferenciada, o que sugere a presença de uma paleopatologia.



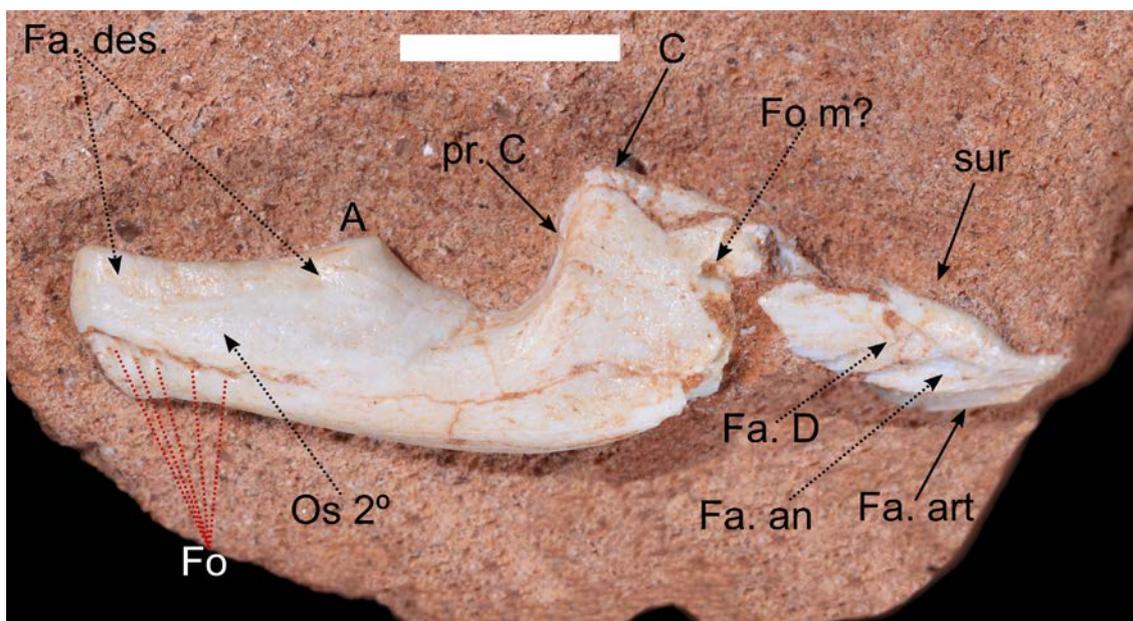
**Figura 1.** *Clevosaurus brasiliensis*. Exemplar UFRGS-PV-0748-T. A) Vista dorsal; B) Vista ventral; C) Vista lateral esquerda. Escala 5 mm. Fotos de Luiz Flávio Lopes.

### UFRGS-PV-0752-T (Figura 2)

Mandíbula esquerda fragmentada com um bom grau de preservação. O comprimento é de 25 mm. O dentário encontra-se quase completo, faltando o seu processo posterior, mas conservando a margem anterior do forame mandibular. O osso secundário, muito desenvolvido, quase recobre totalmente os dentes, de modo que somente está exposto o dente adicional mais posterior. Sobre o osso secundário se observa uma faceta de desgaste que vai desde o nível do dente adicional até a região da sínfise, sendo que o desgaste é maior na porção mais anterior. Ventralmente ao osso secundário se encontram cinco forames. Em vista oclusal, além do referido dente adicional, se observam as superfícies oclusais de quatro dentes adicionais, estando todos muito desgastados. O processo coronoide está fragmentado póstero-dorsalmente, no entanto em sua região ânterodorsal a margem parece estar completa, o que

permite observar que é alto. O osso coronoide faz contato medial com o processo coronoide do dentário, com parte aparecendo dorsalmente a este, em vista lateral. Do complexo articular só o supra-angular está exposto, faltando sua porção anterior. O segmento posterior da faceta dentária está exposto, seguido ventro-posteriormente pela faceta angular e pela faceta articular.

Apresenta alto grau de crescimento de osso secundário, podendo ser considerado um organismo adulto. Na região ventral da sínfise o tecido ósseo apresenta uma textura diferenciada.



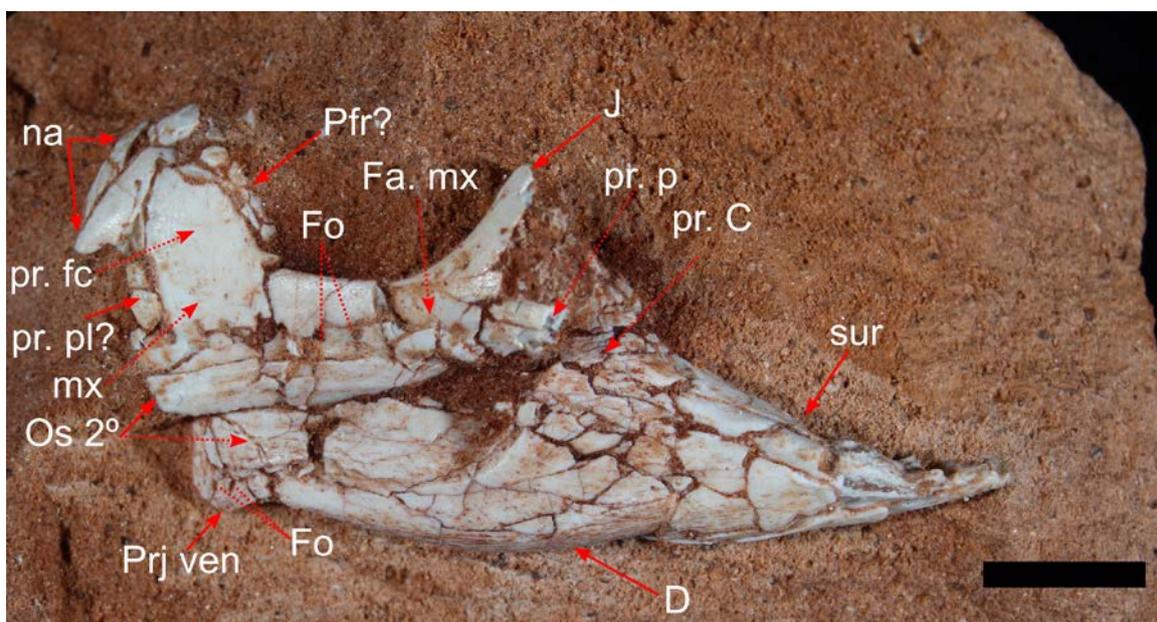
**Figura 2.** *Clevosaurus brasiliensis*. Exemplar UFRGS-PV-0752-T. Mandíbula esquerda, Escala: 5 mm. Foto de Luiz Flávio Lopes.

### UFRGS-PV-0753-T (Figura 3)

Parte incompleta anterior esquerda de um sínclânio. Encontra-se com um grau alto de fraturas, rachaduras e deformação, dificultando a identificação das suturas. O comprimento máximo do crânio é de 31 mm, e da mandíbula (dentário mais ossos pós-dentários), 26 mm. Estão expostos os seguintes ossos: nasais, maxila, jugal, dentário e ossos pós-dentários. Estão presentes os dois nasais, o direito esta menos visível e se encontra fragmentado em dois. O esquerdo parece estar quase completo, embora ligeiramente deslocado lateralmente. Tem forma triangular e apresenta um forame. A maxila tem um alto grau de crescimento do osso secundário. Ainda assim, em vista lateral se observa um dente adicional, e alguns dentes anteriores a este bem

desgastados em sua superfície oclusal, os quais estão quase totalmente cobertos pelo osso secundário. Observam-se aparentemente seis forames dos quais unicamente os dois mais posteriores estão bem definidos. A região posterior da maxila está quebrada, mas apesar disso se observa que esta em contato com o a parte anterior do jugal. O jugal encontra-se incompleto em sua porção anterodorsal, faltando a faceta do pós-orbital e o processo posterior. O dentário encontra-se quase completo. Como está em oclusão, e a maxila encobre a parte superior da porção lateral anterior, é impossível observar a presença ou não de dentes, assim como a presença clara de osso secundário. Observa-se uma projeção ventral na sínfise. O processo coronoide é bastante alto, e está articulado em sua face medial com o osso coronoide. Ventralmente ao dentário se encontra o angular, e dorsalmente e posteriormente o complexo articular, formado pelo supra-angular e articular.

Cabe mencionar que na região ventral da sínfise ocorre um tecido ósseo diferenciado, sugerindo a possibilidade de tratar-se de uma patologia.



**Figura 3.** *Clevosaurus brasiliensis*. Exemplar UFRGS-PV-0753-T. Escala: 5 mm. Foto de Luiz Flávio Lopes

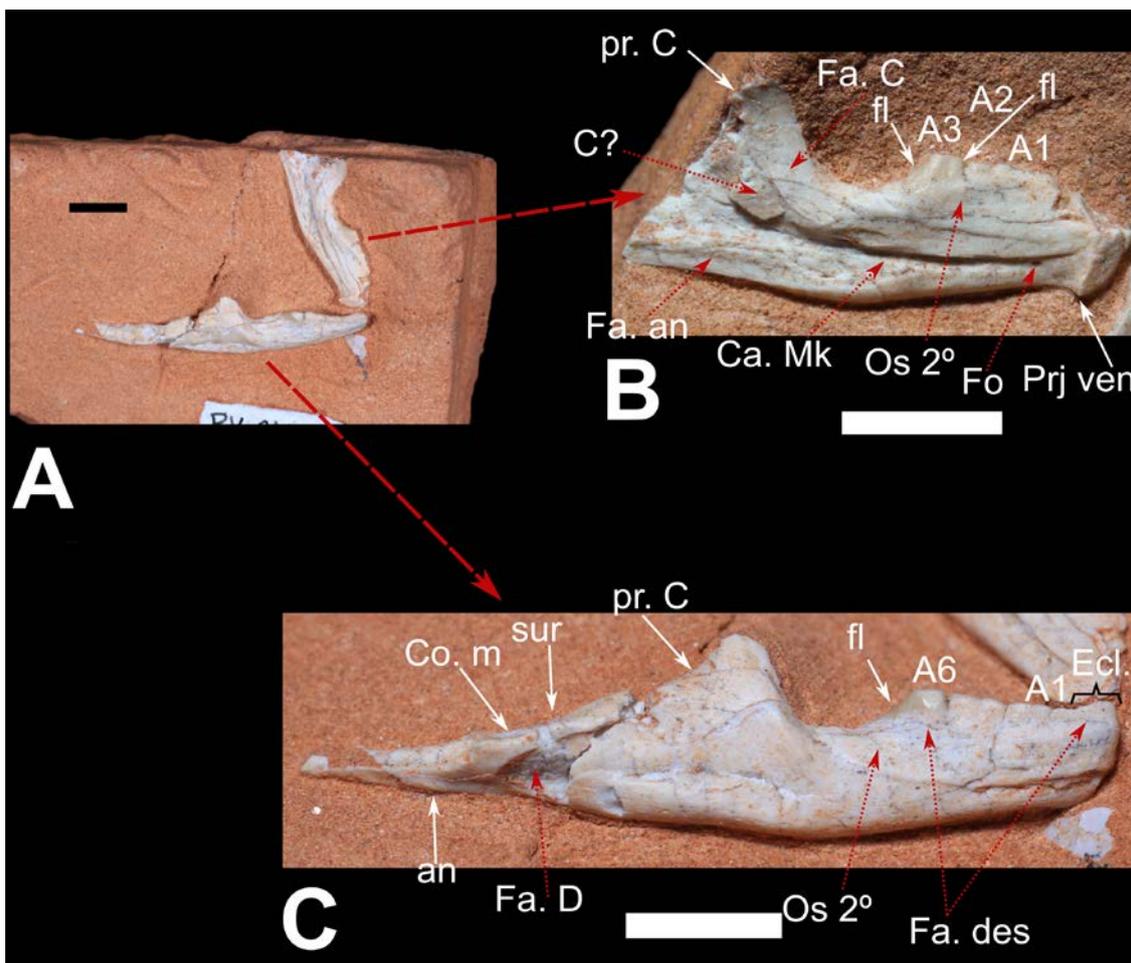
#### **UFRGS-PV-0754-T (Figura 4)**

O espécime corresponde a duas mandíbulas, assumidas como pertencentes a um mesmo indivíduo. A mandíbula esquerda, exposta em vista medial, está incompleta, faltando a parte posterior do processo coronoide, o

processo posterior do dentário e os ossos pós-dentários. A mandíbula direita está praticamente completa e exposta em vista lateral.

A região mais anterior da mandíbula esquerda (Figura 4 A-B) exhibe uma sínfise com forma ovalada e projetada ventralmente. Dorsalmente à sínfise está faltando a porção anterior do dentário. O osso secundário não chega a recobrir totalmente os dentes adicionais. O dente adicional anterior é o maior, possuindo um flange; anteriormente a estes estão dois dentes adicionais de menor tamanho. Todos os dentes apresentam desgaste. Ventralmente ao osso secundário observa-se o canal de Meckel, o qual diminuiu em profundidade e largura anteriormente, terminando onde está presente um forame. O processo coronoide é alto e está em contato com um pequeno fragmento ântero-ventral do coronoide. Ventralmente ao processo coronoide parece estar em exibição a faceta pré-articular. Na mandíbula direita (Figura 4 A,C), há presença de osso secundário que aparentemente parece bem desenvolvido. Existem seis dentes adicionais, sendo o posterior o maior e menos desgastado, com um flange posterior; os outros cinco dentes vão diminuindo de tamanho anteriormente e todos exibem marcadas facetas de desgaste. Os dentes remanescentes de eclosão encontram-se também muito desgastados e quase cobertos pelo osso secundário. Ventralmente ao osso secundário estão presentes quatro forames. A projeção ventral da sínfise está curvada ventromedialmente. O processo coronoide é alto, no entanto é difícil distingui-lo do osso coronoide, posicionado medialmente a este, na sua porção mais dorsal. No complexo articular, na parte correspondente ao supra-angular está em exibição a faceta dentária. Dorsalmente se observa o côndilo mandibular, o qual é amplo Ventral ao supra-angular e posterior à faceta mandibular estão presentes o angular e o pré-articular.

A presença de osso secundário desenvolvido indica que se trata de um indivíduo adulto. A presença de um forame na extremidade anterior do canal de Meckel é uma condição observada em *Clevosaurus convallis* (SÄILÄ, 2005), mas que não foi referida em *C. brasiliensis* por Bonaparte e Sues (2006).



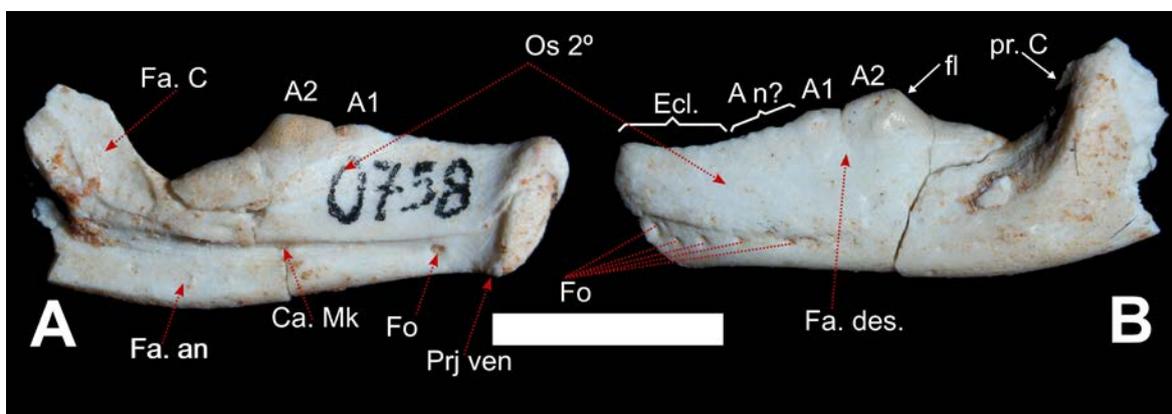
**Figura 4.** *Clevosaurus brasiliensis*. Exemplar UFRGS-PV-0754-T. A) Bloco com as duas mandíbulas; B) Mandíbula esquerda em vista medial. C) Mandíbula direita em vista lateral. Escala: 5 mm. Fotos de Luiz Flávio Lopes.

#### UFRGS-PV-0758-T (Figura 5)

Dentário esquerdo sem o processo posterior e isolado da rocha. Em vista lateral (Figura 5B), ventralmente ao bem desenvolvido osso secundário, se observam seis forames mandibulares. Dois dentes adicionais são identificados, entre os quais se forma uma faceta de desgaste. Os outros dentes têm fortes facetas de desgaste lateral, tornando difícil a distinção de cada elemento individualmente. Em vista oclusal todos os dentes estão desgastados, sendo maior o desgaste em direção anterior. Os dentes remanescentes de eclosão da região mais anterior estão totalmente cobertos pelo osso secundário. O processo coronoide está incompleto. Em vista medial (Figura 5A), a sínfise mostra forma ovoidal e tem uma projeção ventral que se curva ventromedialmente. O canal de Meckel vai sendo menos profundo e

largo em direção anterior até que termina em um forame. Ventralmente a este canal se encontra a faceta do angular; e sobre o processo coronoide se observa a faceta do coronoide.

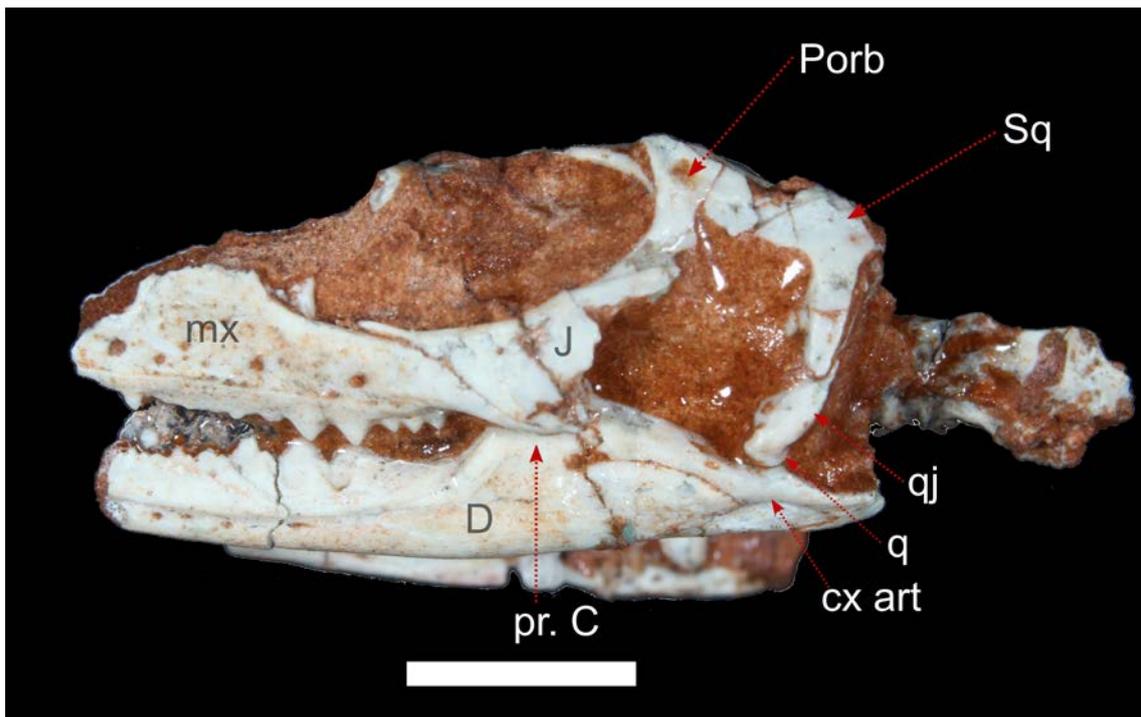
O alto grau de crescimento de osso secundário aponta para um estágio adulto do indivíduo. Também se destaca a presença de um forame na extremidade anterior do canal de Meckel. Esta condição é observada em *Clevosaurus convallis* (SÄILÄ, 2005), mas não foi referida em *C. brasiliensis* por Bonaparte e Sues (2006).



**Figura 5.** *Clevosaurus brasiliensis*. Exemplar UFRGS-PV-0758-T, mandíbula esquerda. A) Vista medial; B) Vista lateral. Escala: 5 mm. Fotos de Luiz Flávio Lopes.

#### UFRGS-PV-0613-T (Figura 6)

Material de referência na publicado junto como o holótipo. É um sincrânio quase completo onde as mandíbulas estão articuladas, mas não estão em oclusão como o crânio, faltando parte da porção anterior, mas com as primeiras vértebras cervicais articuladas, e encontra-se lateralmente comprimido. O estado de preservação é bom, embora apresente fraturas e rachaduras que, às vezes, dificultam o reconhecimento das suturas. Para mais detalhes sobre este exemplar, consultar Bonaparte e Sues (2006).



**Figura 6.** *Clevosaurus brasiliensis*. Exemplar UFRGS-PV-0613-T. Escala 5 mm. Foto de Luiz Flávio Lopes.

**Artigo 2.** “A New Rhynchocephalian from the Late Triassic of southern Brazil enhances Eusphenodontian diversity”. Submetido ao periódico journal of systematic paleontology; em fase de revisão.

Lepidosauria Haeckel, 1866

Rhynchocephalia Günther, 1867

Gen *et* sp nov.

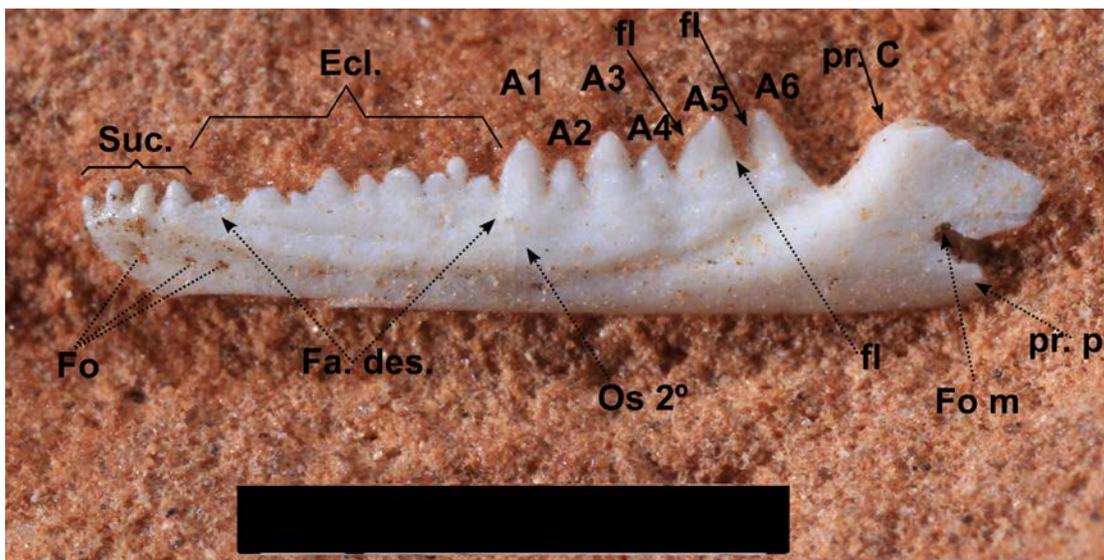
CAPPA/UFSM 0226 (Figura 7)

Dentário esquerdo bem preservado de um espécime juvenil. Dorsoventralmente baixo e anteroposteriormente longo e delgado. Com dentição pleuroacrodonte, bem preservada e regionalizada, com um total de 19 dentes cônicos com uma ligeira forma piramidal. Apresenta pouco crescimento de osso secundário, o qual não abrange a região mais anterior do dentário.

Em vista lateral quatro forames mentonianos estão bem visíveis, dispostos ao longo do dentário espaçados irregularmente, sendo o forame anterior o maior de todos. A margem ventral do dentário é reta até a região da sínfise, quando se curva ventromedialmente. O processo coronoide não parece alto, embora haja uma porção dorsal faltante. Há indícios de que o forame

mandibular esteja presente, embora a região mais posterior da mandíbula esteja quebrada. A margem dorsal do dentário em vista oclusal é ligeiramente convexa, apresentando duas ligeiras curvaturas mediais, uma na região da sínfise e a outra na região posterior. O processo mentoniano está bem desenvolvido. Em vista medial (baseado em imagens  $\mu\text{Ct}$ ) anteriormente observa-se a presença da plataforma subdental que ao avançar posteriormente se vai tornando mais estreita até desaparecer. O canal de Meckel parece ser aberto.

Em sentido ântero-posterior observam-se quatro dentes de sucessão, nove dentes de eclosão, e seis dentes adicionais. Os dentes na região anterior ocupam uma posição mais dorsal, e entre mais posterior é o dente se observa uma mudança para uma posição mais ventral. Os dentes de sucessão têm uma forma mais colunar. O dente mais anterior é o menor de todos, já o mais posterior é maior e começa a esboçar uma forma mais triangular. Apresentam uma implantação debilmente pleurodonte. Os dentes de eclosão têm alternância de tamanhos. A forma deles varia de triangular à cilíndrica. Têm um alto grau de desgaste sendo este maior nos dentes mais anteriores, com facetas de desgaste laterais visíveis. Apresentam uma implantação acrodonte. Os dentes adicionais, em número de seis, são os maiores da série. Apresentam uma alternância de tamanhos, semelhante ao observado na maxila de *Sphenodon*. Os ápices das coroas dos dentes apresentam uma ligeira curvatura em direção ventral em sua face lateral. Os dentes adicionais, A1, A3, e A5 têm forma de D e apresentam um flange anterior. Os dentes adicionais A3 e A4 apresentam uma forma mais triangular, já o dente adicional A6 tem uma forma cônica. Todos apresentam implantação acrodonte.



**Figura 7.** Rincocéfálio indet. Exemplar CAPP/UFMS 0226, mandíbula esquerda. Escala 5 mm. Foto de Luiz Flávio Lopes

**Artigo 3.** “To be or not to be: The hidden side of *Cargninia enigmatica* and other puzzling remains of Lepidosauromorpha from the Upper Triassic of Brazil”.  
Submetido ao periódico *Journal of Vertebrate Paleontology*.

Lepidosauromorpha Gauthier 1984 (sensu Gauthier *et al.*, 1988).

*Cargninia enigmatica*.

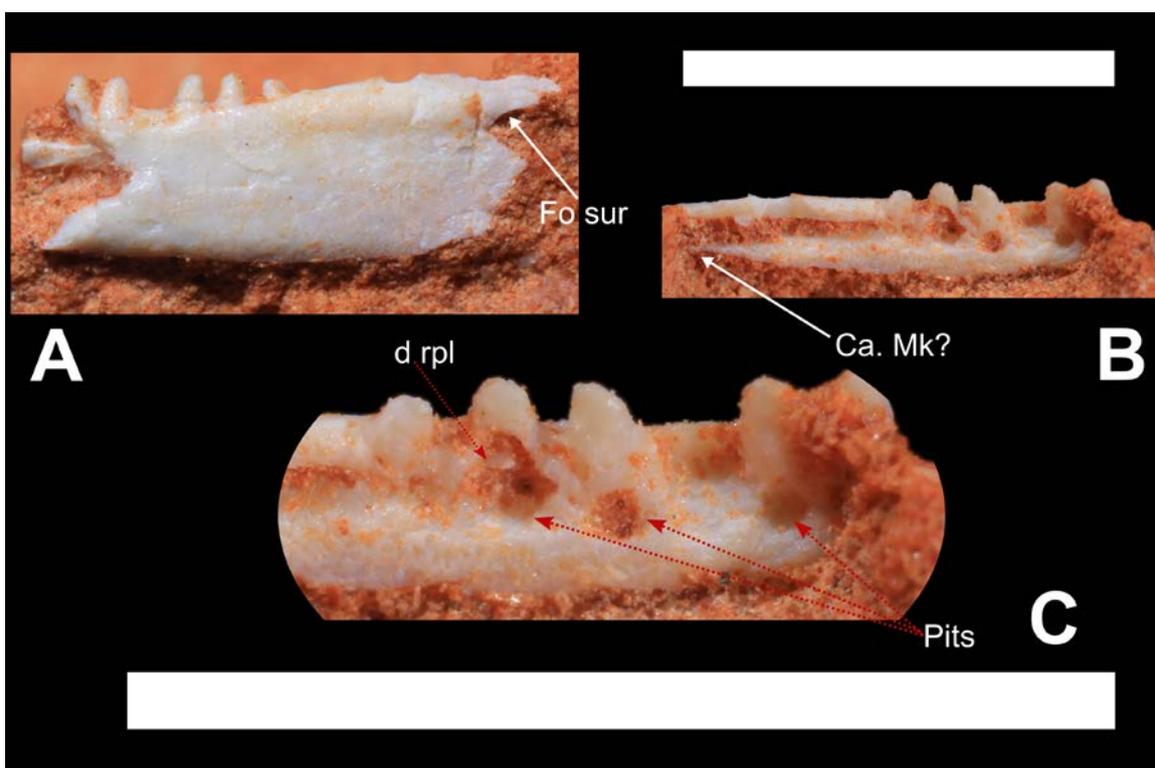
#### UFRGS-PV-1027-T (Figura 8)

Este material quando da sua descrição por Bonaparte *et al.* (2010), tinha unicamente a face lateral observável. Na descrição do holótipo, os autores apontaram semelhanças anatômicas de *Cargninia* com membros da família Kuehneosauridae, como *Kuehneosaurus* e *Icarosaurus*, apesar do dentário de *Cargninia* ser, em proporção, mais baixo e seus dentes serem maiores. Para ajudar na redescrição do holótipo, além da preparação da face medial, foi consultada uma fotografia tirada antes da data de publicação do artigo na qual o material se encontrava mais bem preservado. Com a preparação mecânica do material, houve perdas de partes. Na dita fotografia pode-se observar que o holótipo se constituía em um fragmento esquerdo de um dentário, faltando a porção anterior, e portando 11 dentes. Atualmente,

corresponde a um fragmento posterior menor de dentário esquerdo com cinco dentes (Figura 8 A).

O dentário é delgado e vai aumentando de altura em direção posterior, e exibe uma margem ventral reta. Em vista lateral, o processo coronoide é grande, com a extensão posterodorsal ligeiramente projetada lateralmente, e está separado do processo posterior do dentário pelo forame supra-angular. Em vista medial, a plataforma subdental é conspícua e continua posteriormente após o último dente posterior.

Os dentes são cônicos e apresentam uma implantação pleuroacrodonte; são observáveis *pits* de substituição, com padrão semelhante ao tipo Iguania. O ápice dos dentes é quase totalmente arredondado em vista lateral e medial, já que os dentes apresentam um ligeiro grau de constrição látero-medial, principalmente na região apical da coroa que outorga ligeiramente a aparência de uma quilha.

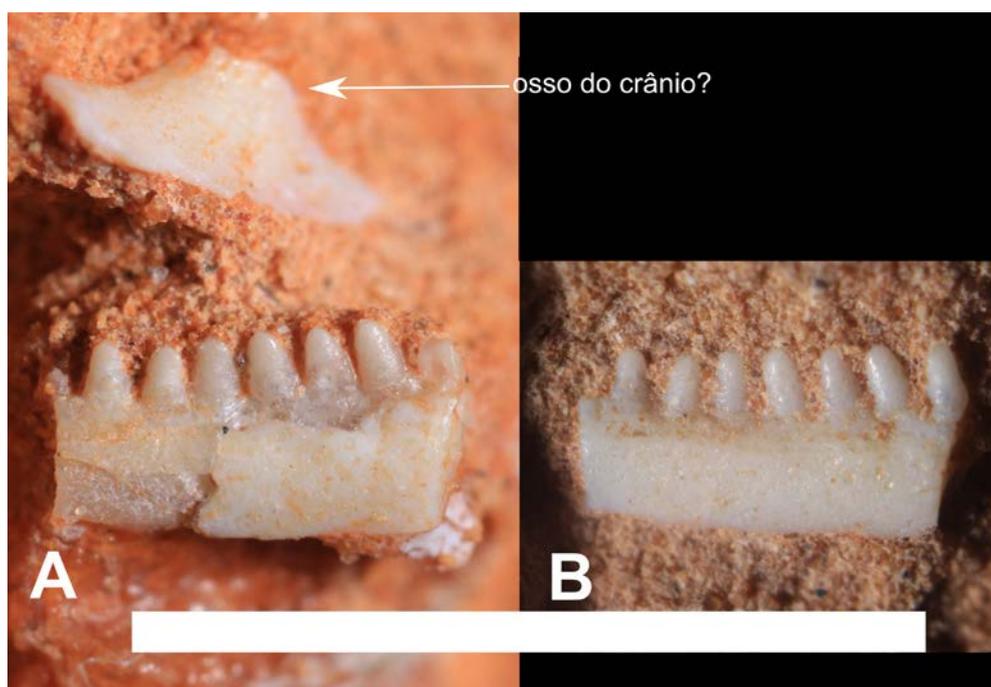


**Figura 8.** *Cargninia enigmatica*. Exemplar UFRGS-PV-1027-T (Holótipo), fragmento posterior do dentário esquerdo. A) Vista lateral; B) Vista medial; C) detalhe de B. Escalas 5 mm. Fotos de Luiz Flávio Lopes.

Cf. *Cargninia enigmatica*.

**UFRGS-PV-0743-T** (Figura 9)

É um fragmento da região média de um dentário, associado a um osso isolado que deve corresponder a um elemento do crânio. Do fragmento de dentário só a face lateral, exposta sobre a rocha, é observável. O material apresenta seis dentes homodontes cônicos, muito parecidos aos descritos para o holótipo de *Cargninia enigmatica*. Entretanto, a forma de quilha é aqui mais evidente, além de apresentar um esboço de forma triangular no ápice das coroas. Um ligeiro engrossamento pode ser observado no dentário, no limite deste com a base das coroas dos dentes, o que poderia indicar um tipo de implantação diferente da acrodonte, aproximando-se mais do padrão pleuroacrodonte.



**Figura 9.** Material de Lepidossauromorpha indeterminado. Exemplar UFRGS-PV-0743-T. A) Dentário em vista lateral e possível fragmento craniano no seu estágio atual de preparação. B) Material quando coletado. Escala 5 mm. Fotos de Luiz Flávio Lopes.

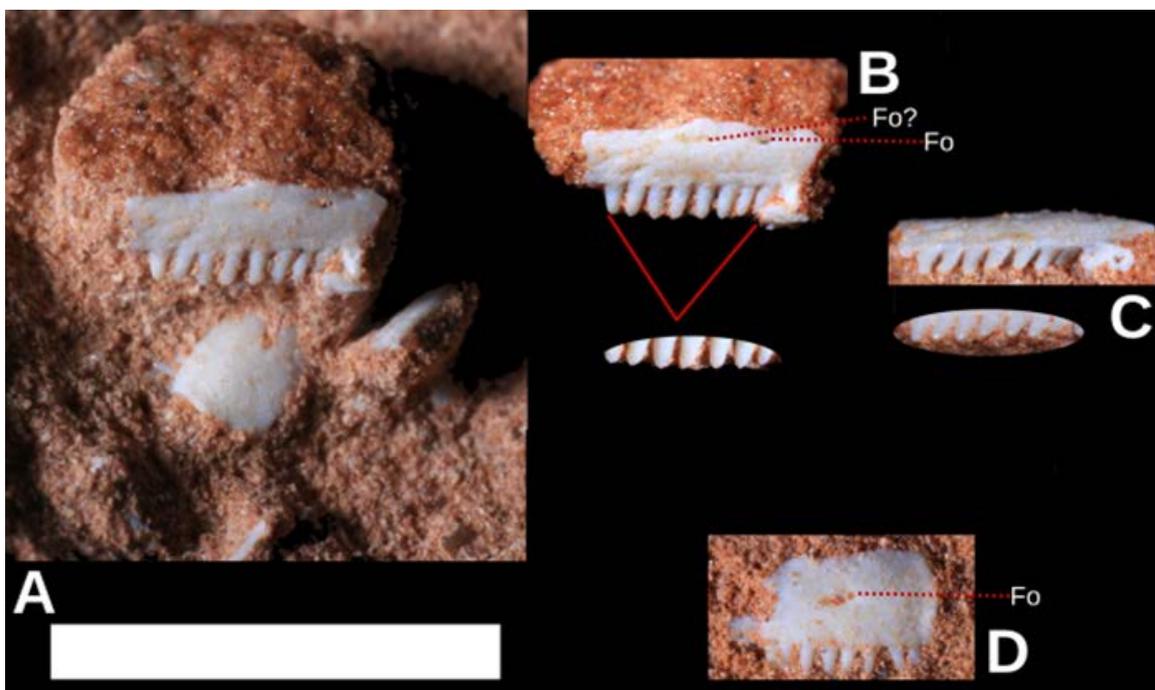
*Materiais indeterminados***UFRGS-PV-0819-T** (Figura 10)

Dois fragmentos de uma maxila direita, achados no mesmo pequeno bloco. Um deles, denominado UFRGS-PV-0819a-T estava sobreposto do espécime denominado UFRGS-PV-0819b-T, o qual só foi visível após começara preparar o material, já que o fragmento UFRGS-PV-0819a-T estava sobre uma porção do fragmento UFRGS-PV-0819b-T, além de estar coberto por sedimento. O exemplar UFRGS-PV-0819a-T está quase isolado da rocha. No entanto só é visível sua face lateral, mas é possível a observação parcial da face oclusal. Este fragmento e pertence à região média da maxila (Figura 10 A-C). O elemento UFRGS-PV-0819b-T, corresponde à porção anterior da maxilar e encontra-se incluso na rocha (Figura 10 D). Só é visível a sua face lateral.

O fragmento UFRGS-PV-0819a-T é um elemento grácil, quebrado anterodorsalmente e posteriormente, com nove dentes. Interpreta-se a região do bordo posterodorsal como parte da margem da órbita. O fragmento UFRGS-PV-0819b-T apresenta oito dentes expostos, com o processo premaxilar da maxila quase completo, relativamente alto, e com o bordo anterior sigmoide. Encontra-se fragmentado posteriormente. Ao sobrepor-se as fotografias de ambos elementos observa-se que estes exibem correspondência anatômica, devendo ser partes de um mesmo indivíduo. Em conjunto, cinco forames são observados em vista lateral e ornamentações estão ausentes. As imagens de CT Scan do elemento UFRGS-PV-0819a-T permitem observar a presença da plataforma palatal (“palatal shelf”) e parte do canal alveolar superior com alguns forames.

Os dois fragmentos totalizam 17 dentes cônicos com coroas que se assemelham a um cinzel. Em vista lateral, os ápices das coroas têm forma de triângulo isósceles. Em vista oclusal no fragmento UFRGS-PV-0819a-T, observa-se que três dentes de um extremo e três do outro extremo encontram-se em uma posição mais externa ou lateral, e já os três dentes “internos” encontram-se em uma posição mais interna ou medial, o que poderia estar indicando que o bordo em vista ventral da maxila tem certa curva tura. Três

forames dorsais aos dentes são visíveis na maxila (Figuras 10 B e D). As imagens de CT Scan do elemento UFRGS-PV-0819a-T permitem observar alguns dentes com implantação pleurodonte, mas também se observa uma migração mais apical de alguns dentes, o que sugere uma dentição pleuroacrodonte. Também são observados pits de substituição.



**Figura 10.** Exemplar UFRGS-PV-0819-T. A) O exemplar em processo de preparação evidenciando o primeiro fragmento de maxila UFRGS-PV-0819a-T (acima) e parte do segundo UFRGS-PV-0819b-T (abaixo). B) Maxilar UFRGS-PV-0819a-T quase isolado com detalhe das coroas em vista lateral. C) Mesmo exemplar que em B, mas em vista látero-ventral, também com detalhe das coroas. D) Detalhe de UFRGS-PV-0819b-T. Escala: 5 mm. Fotos de Luiz Flávio Lopes.

**Artigo 4.** New sphenodontian specimen in the Carnian (Late Triassic) of southern Brazil and comments on the palatine bone of Brazilian rhynchocephalians. Submetido ao periódico Historical Biology.

Lepidosauria Haeckel, 1866

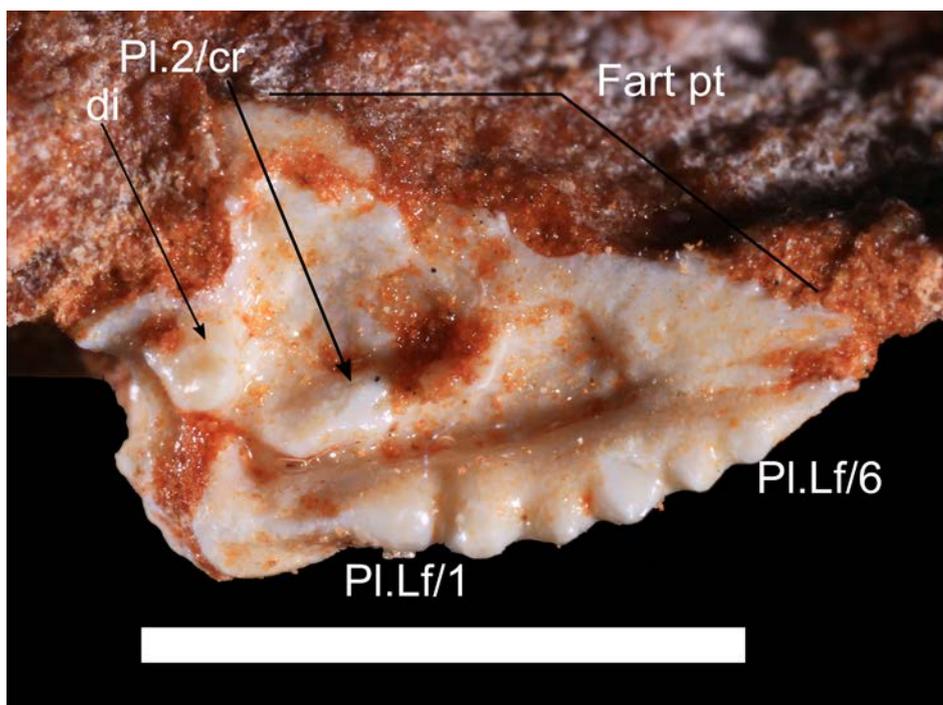
Rhynchocephalia Günther, 1867

Sphenodontia Williston, 1925

Clevosauridae Bonaparte & Sues, 2006

**UFRGS-PV-0827-T** (Figura 11)

Palatino direito isolado, bem preservado, com sua região dorsal inclusa na rocha. Ligeiramente curvo na sua vista palatal (ventral), côncavo na superfície medial, e convexo na superfície lateral. Conserva a fileira de dentes lateral, com seis dentes. Medial a esta fileira, encontra-se um tipo de “crista”. Na região anteriomedial apresenta apenas um dente isolado.



**Figura 11.** *Clevosaurus brasiliensis*. Exemplar UFRGS-PV-0827-T, palatino direito em vista palatal . Escala 5 mm. Foto de Luiz Flávio Lopes.

Lepidosauria Haeckel, 1866

Rhynchocephalia Günther, 1867

Ident.

**MMACR-PV-051-T** (Figura 12)

Fragmento de osso pequeno e mal preservado, isolado, portando quatro dentes com implantação acrodonte, de forma triangular em vista medial. Sem evidencia de crescimento de osso secundário. Identificado como um fragmento de palatino direito.



**Figura 12.** Rincocefálio indet. Exemplar MMACR-PV-051-T, fragmento de palatino em vista lateral. Escala 2 mm. Foto de Luiz Flávio Lopes.

Observação. No artigo 4 também é reavaliado o material de *Clevosaurus brasiliensis* **UFRGS-PV-0613-T** (Figura 6), descrito no artigo 1.

### 3.2 Métodos

**Preparação.** A preparação dos materiais foi mecânica, efetuada sob lupa, com auxílio de pinças e agulhas finas, uma vez que se tratam de fósseis muito pequenos e frágeis. Quando necessário, a resina PARALOID B72 foi utilizada.

**Fotografias e desenhos.** As fotografias foram feitas, em sua maioria, por Luiz Flávio Lopes (Técnico do DPE-IGEO/UFRGS) no Laboratório Fotográfico, com câmera Canon EOS Rebel T3i, de 18 megapixels e uma lente SIGMA EX DG Macro. Os desenhos dos espécimes de interesse foram feitos a mão, e todas as imagens foram manipuladas nos softwares livres Inkscape 0.91 e GIMP 2.8.

**Tomografias.** Foram feitas no Laboratório de Sedimentologia e Petrologia (LASEPE) da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul – PUCRS, com um Micro-tomografo SkyScanner 1173. Para o exemplar CAPP/UFMS 0226, os dados do CT inclui 2128 slices, que foram obtidos

usando uma voltagem de tubo 65 KV e uma corrente de tubo 65 uA. Para o exemplar UFRGS-PV-0819a-T, os dados do CT inclui 2681 slices, que foram obtidos usando uma voltagem de tubo 70 KV e uma corrente de tubo 60 uA.

**Descrição e comparações.** A descrição dos materiais foi feita seguindo a terminologia apresentada nos trabalhos de Evans (2008), Gauthier *et al.* (2012), Conrad (2008) e Jones *et al.* (2009b). As comparações anatômicas foram feitas com espécimes de *Clevosaurus brasiliensis* (vários depositados na coleção do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados do DPE/IGEO-UFRGS e com o espécime *Clevosaurus brasiliensis* MCN-PV2852, depositado coleção da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul. *Taxa* recentes também foram utilizados nas comparações, como vários exemplares de *Salvator merianae* e um exemplar de *Sphenodon punctatus* (UFRGS-PV-82-Z; espécime doado em 1970, pela Bernard Sladden Collection), todos depositados na coleção didática do laboratório de Paleontologia de Vertebrados da UFRGS. Comparações adicionais foram feitas com base na literatura especializada no tema. Além dos trabalhos já citados acima, cabe destacar Apesteguía *et al.* (2012), Evans (2009), Evans e Borsuk-Bialynicka (2009), Fraser (1988), Säilä (2005), Simões *et al.* (2015), entre outros.

**Análises Cladísticas.** Foi usado o programa TNT (Tree Analysis Using New Technology, versão 1.1; Goloboff *et al.*, 2003), e a matriz foi construída com a interface do programa Nexus 0.50 (Page, 2001), onde se realizou uma busca heurística. A matriz utilizada foi a de Herrera-Flores *et al.*, (2018), com modificações. As modificações feitas sobre os caracteres e/ou estados de caráter estão detalhadas no Artigo 2. Posteriormente, se aplicou o iterPCR protocol (Pol & Escapa 2006) para identificar *taxa* instáveis, retirando-os para realizar novas buscas.

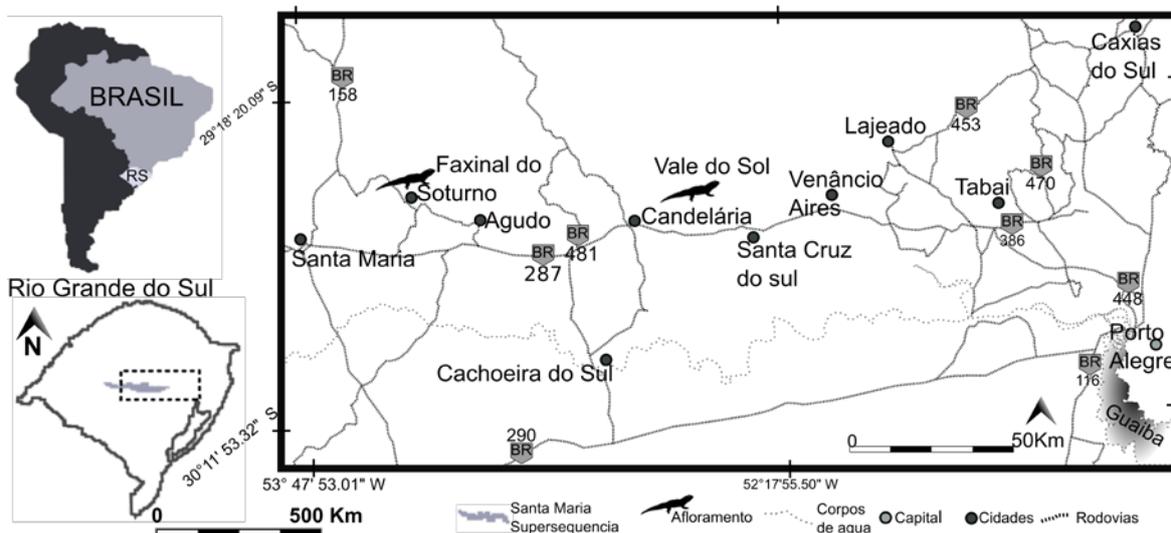
## 4. ESTADO DA ARTE

### 4.1. Contexto geológico da área de estudo

Até o momento os depósitos triássicos com tetrápodes no Brasil afloram unicamente no estado do Rio Grande do Sul, na margem sul da Bacia do Paraná (ZERFASS *et al.*, 2007), conseqüentemente o registro triássico brasileiro de Lepidosauromorpha também está restrito a este estado. A Supersequência Santa Maria forma parte da Bacia do Paraná, que é uma bacia intracratônica de cerca de 1750 km de comprimento por 900 km de largura, tendo uma cobertura de aproximadamente 1.700.000 km<sup>2</sup>. Esta vasta bacia atravessa o Paraguai, o Uruguai, a Argentina e o Brasil, com pacotes sedimentares que vão desde o Neo-Ordoviciano até o Neocretáceo (HORN *et al.*, 2014). Os afloramentos correspondentes a Supersequência Santa Maria formam um estreito cinturão na região central do estado do Rio Grande do Sul (Figura 13), com algumas raras manchas isoladas sobre as áreas do embasamento (e.g. Santana da Boa Vista) (ZERFASS *et al.*, 2003). O limite leste está controlado pela Zona de falha Leão. Os materiais estudados na presente tese provem de dois municípios localizados na região central, Vale do Sol (afloramento do Degrau) e Faxinal do Soturno (afloramento Linha São Luiz) (Figura 13).

Zerfass *et al.* (2003) subdividiram a Supersequência Santa Maria em três sequências de terceira ordem, cujas fácies indicam um sistema fluvial de baixa sinuosidade, formado por deltas e lagos. Estas três sequências foram nominadas como: Santa Maria 1 (com mais de 50 m de espessura, de idade Ladiniana), Santa Maria 2 (com mais de 130 m de espessura, de idade Carniana à Noriana) e Santa Maria 3 (com aproximadamente 20 m de espessura, de idade Retiana-Eojurássica) (ZERFASS *et al.*, 2003; ZERFASS *et al.*, 2004). Mais recentemente, Horn *et al.* (2014), reconheceram uma quarta Sequência, posicionada entre a Sequência Santa Maria 1, e a Sequência Santa Maria 2. Neste mesmo trabalho, os autores propuseram uma nova nomenclatura baseada na região geográfica onde cada sequência foi reconhecida. Assim, a Supersequência Santa Maria, ficou subdivida em Sequência Pinheiros-Chiniquá (antiga Santa Maria 1), Sequência Santa Cruz

(nova sequência), Sequência Candelária (antiga Santa Maria 2) e Sequência Mata (antiga Santa Maria 3) (Figura 14), esta nova proposta será seguida na presente tese.

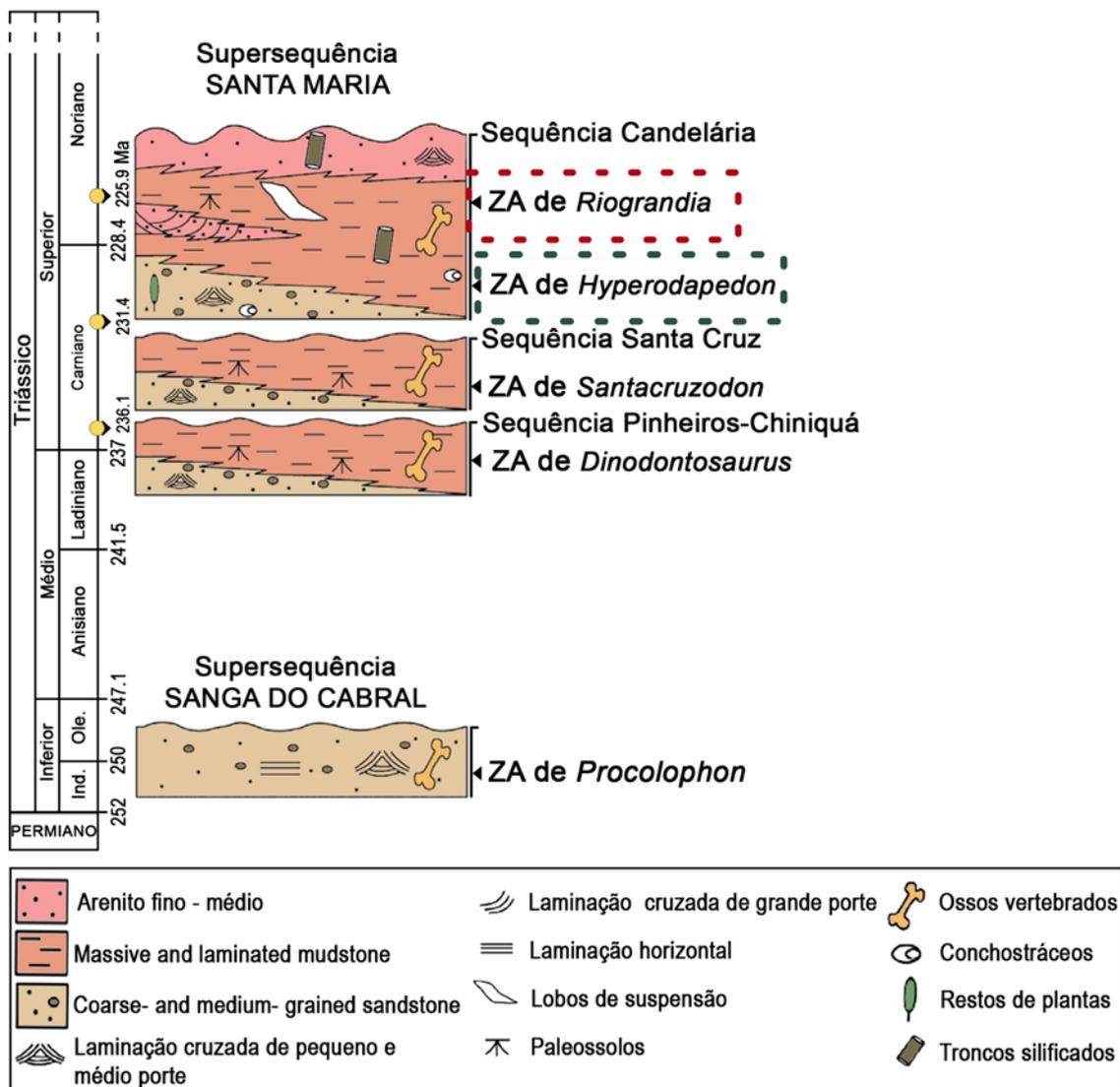


**Figura 13.** Mapa da localização dos afloramentos Linha de São Luiz, em Faxinal do Soturno, e Degrau em Vale do Sol, localizados na região central do Rio Grande do Sul, Brasil, onde ocorre a Supersequência Santa Maria.

Na Supersequência Santa Maria, bioestratigraficamente, são reconhecidas quatro associações faunísticas distintas, dominadas por tetrápodes, formalizadas em Zonas de Associação (ZA). Estas se encontram distribuídas ao longo das Sequências Pinheiros-Chiniquá, Santa Cruz e Candelária, respectivamente: *Dinodontosaurus*, *Santacruzodon*, *Hyperodapedon* e *Riograndia* (BARBERENA *et al.*, 1985; SOARES *et al.*, 2011) (Figura 14).

A Sequência Candelária inclui tratos de sistemas de nível transgressivo e alto (ZERFASS *et al.*, 2003; ZERFASS *et al.*, 2004). O sistema de trato transgressivo está composto por lamitos vermelhos laminados ou maciços (correspondentes ao “Membro Alemoa” da “Formação Santa Maria”) (ZERFASS *et al.*, 2004), que são substituídos transitoriamente por uma sucessão de granocrescência ascendente (“Formação Caturrita” de Andreis *et al.*, 1980) e constitui o sistema de trato alto. Este pacote apresenta ritmitos, corpos sigmoidais de arenito e corpos amalgamados de arenito, que são

interpretados como depósitos fluviais e deltaicos (ZERFASS *et al.*, 2004) (Figura 14).



**Figura 14.** A Crono e bioestratigrafia das unidades triássicas com Zonas de Associação (ZA) de vertebrados do Sul do Brasil (modificado de Martinelli e Soares, 2016).

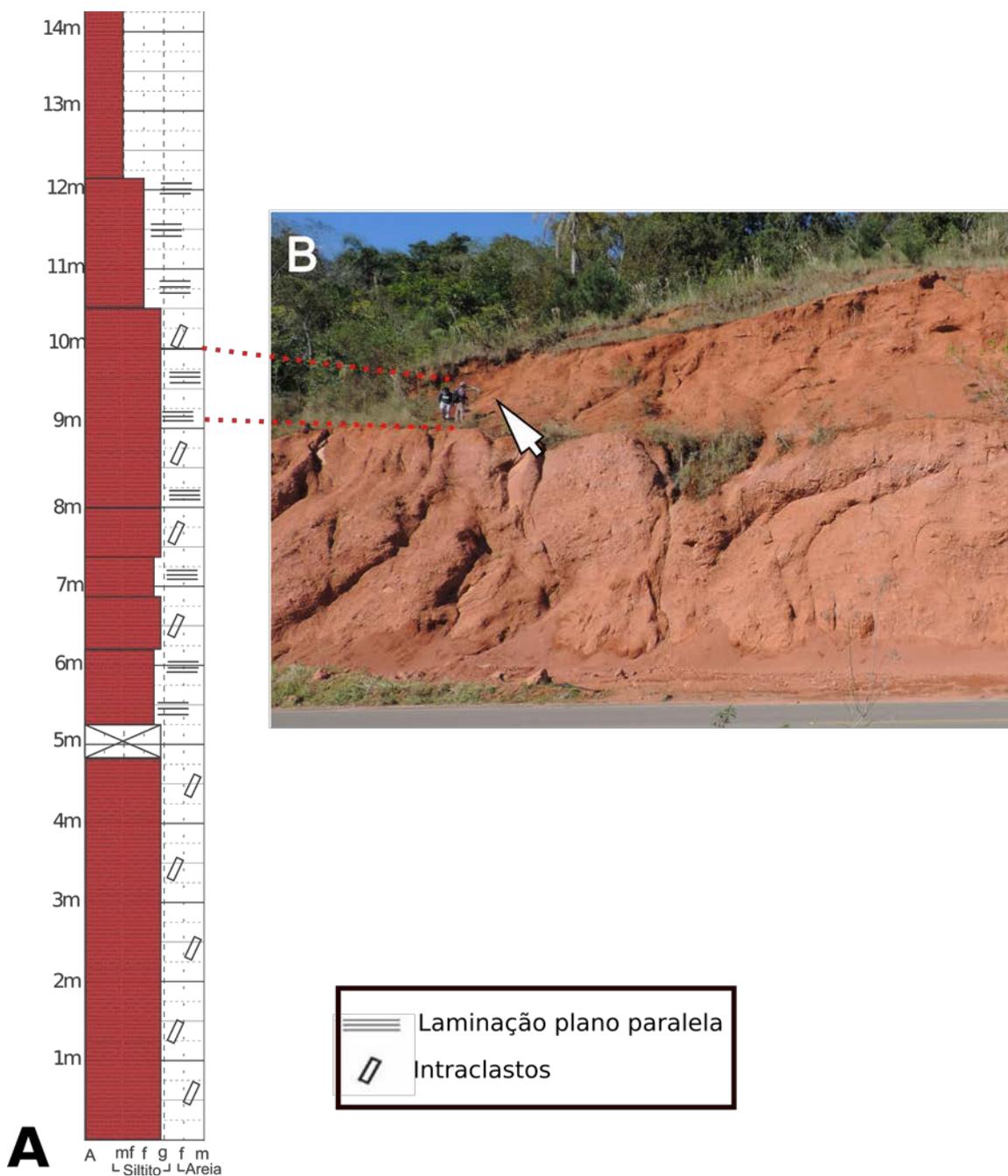
O afloramento Degrau que corresponde à base da Sequencia Candelária, está exposto no Km 310 + 600m da BR-153, no município Vale do Sol. Conta com uma altura máxima de 16,60 m. É composto da base até o meio por siltitos médios com intraclastos, os quais vão afinando para um siltito fino com laminações plano-paralelas, e ausência de intraclastos. No topo é observado siltito muito fino sem laminações (SCARTEZINI 2018). O rincocefálio MMACR-PV-051-T, descrito no artigo 4, provem do intervalo entre a porção

média e o topo do afloramento. Junto a este material também foram coletados diversos restos de *Hyperodapedon* sp., um dente isolado de um Pseudosuchia indeterminado, e parte de um crânio de um cinodonte *Probainognathia*. Suprajacente a esta camada intermediária, há uma camada menos fossilífera com restos de *Exaerotodon riograndensis* e *Trucidocynodon riograndensis* (Figura 15) (MARTINELLI *et al.* 2018; SCARTEZINI *et al.* 2018). Tal associação faunística, em seu conjunto, principalmente pela abundante presença de rincossauros do gênero *Hyperodapedon*, é bioestratigraficamente vinculada à Zona de Associação de *Hyperodapedon* (SCARTEZINI *et al.*, 2018). Langer, Ramezani e Átila (2018) realizaram datações com zircões detríticos (U-PB) para o topo da Supersequência Santa Maria, correspondendo à base da Sequência Candelária, onde ocorre a Zona de Associação *Hyperodapedon*, obtendo como resultado uma idade máxima de  $233,23 \pm 0,73$  Ma, atribuindo uma idade Carniana.

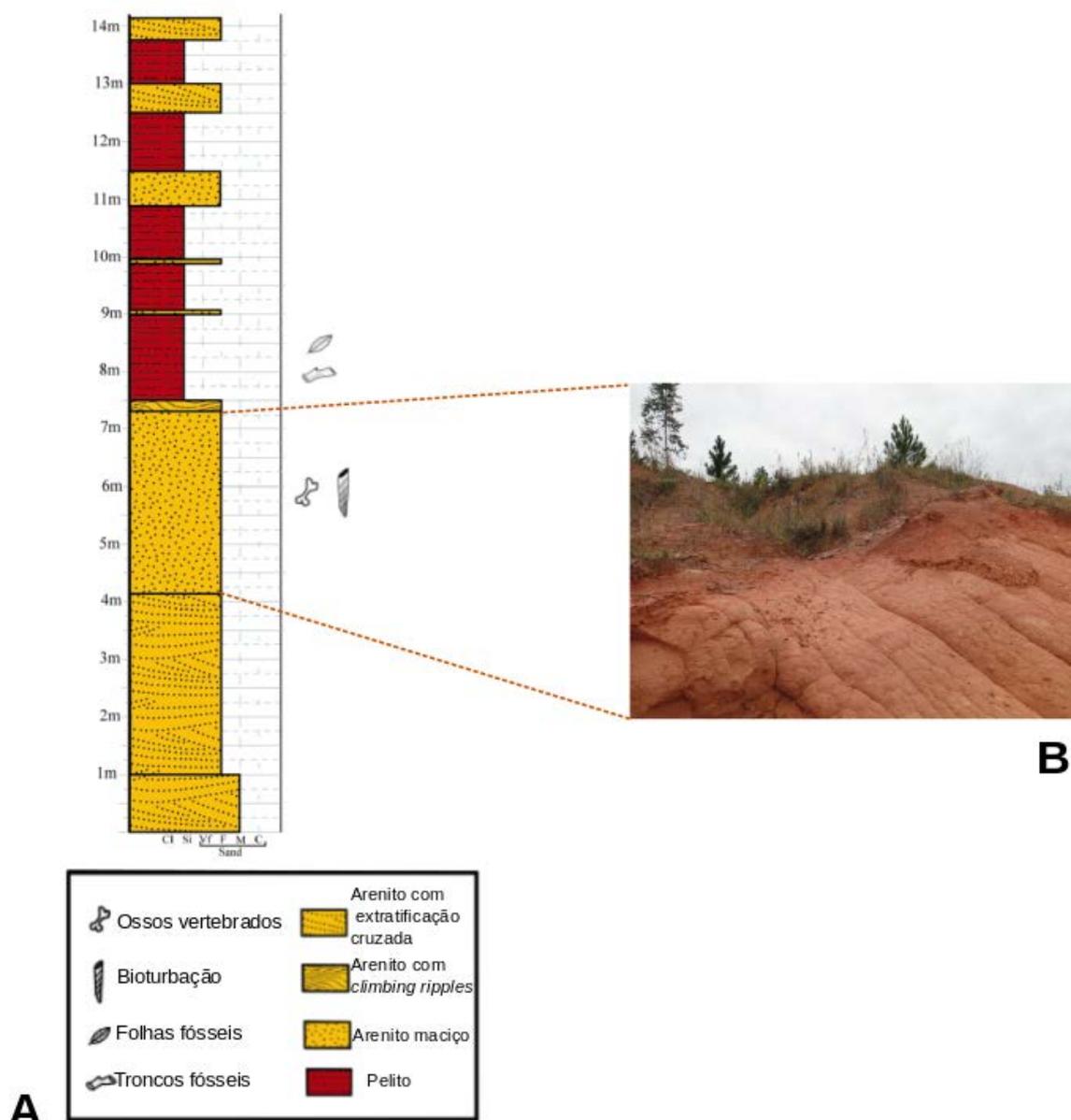
O afloramento Linha São Luiz, correspondendo ao topo da Sequência Candelária, está exposto a 2 Km ao nordeste da cidade de Faxinal do Soturno. Exibe aproximadamente 20 m de altura, sendo composto na base por arenitos médios e finos bem selecionados, com baixos ângulos de estratificação cruzada, seguidos por arenitos maciços também com estratificação cruzada, o que é interpretado como um sistema fluvial/deltaico (ZERFASS, 2003); sua porção intermediária é composta por intervalos de lamitos-siltitos laminados; no topo é formado por arenitos e lamitos rítmicos (SILVA *et al.*, 2012) (Figura 16).

As camadas onde ocorrem os fósseis dos lepidossauromorfos *Cargninia enigmática*, *Clevosaurus brasiliensis*, e o novo rincocéfalo CAPP/UFMS 0226 (descrito no Artigo 2) correspondem à porção basal do afloramento, dominada por arenitos maciços de granulometria fina. Destas mesmas camadas têm sido registrados outros vertebrados, todos eles de tamanho pequeno, assim como os lepidossauromorfos. São eles: cinodontes não-mamaliaformes derivados como *Riograndia guaibensis*, *Irajatherium hernandezi*, *Brasilodon quadrangularis*, *Brasilitherium riograndensis* e *Minicynodon maieri*; o procolofonídeo *Soturnia caliodon*; o ornitodira basal *Faxinalipterus mínima*; e, por último, o tetrápode de maior tamanho achado na localidade, o dinossauro *Guaibasaurus candelariensis*, (BONAPARTE *et al.*,

1999; BONAPARTE *et al.*, 2001; BONAPARTE *et al.* 2003, 2005; BONAPARTE *et al.* 2010; MARTINELLI *et al.* 2005, CISNEROS; SCHULTZ, 2003; BONAPARTE *et al.* 2007; SOARES *et al.* 2011; SOARES *et al.*, 2013).



**Figura 15 A**, Perfil estratigráfico do afloramento Degrau, em Vale do Sol, Rio Grande do Sul, indicando o nível de silitos de onde provieram vertebrados fosseis, em particular o rincocéfalio MMACR-PV-051-T. **B**, Foto de parte do afloramento; a seta indica o ponto de coleta. Retirado e modificado de Scartzini (2018).



**Figura 16.** A, Perfil estratigráfico da base e da porção intermediária do afloramento Linha São Luiz, em Faxinal do Soturno, Rio Grande do Sul, indicando o nível de arenitos de onde provêm os fósseis de vertebrados. B, Detalhe do pacote de arenitos maciços. Modificado de Soares *et al.* (2011).

As presenças de *Riograndia* e, secundariamente, *Brasilodon* e *Guaibasaurus* permitem relacionar a fauna da base do afloramento Linha São Luiz com as de outros afloramentos fossilíferos do Rio Grande do Sul, localizados em Candelária e Agudo (Langer *et al.*, 2007; Abdala e Ribeiro, 2010; Soares *et al.*, 2011). Langer *et al.* (2018), também realizaram datações com zircões (U-PB) para a camada portadora dos vertebrados fósseis do

afloramento Linha São Luiz, obtendo como resultado uma idade máxima para o depósito de  $225,45 \pm 0,37$  Ma, o que corresponde a idade Noriana, anteriormente proposta para a AZ *Riograndia* com base no conteúdo fossilífero (Soares *et al.*, 2011).

## **4.2. O clado Lepidosauromorpha**

Nesta seção serão discutidos aspectos gerais envolvendo o clado Lepidosauromorpha, com ênfase nas relações filogenéticas e diagnose de seus distintos clados, além das principais tendências evolutivas observadas no crânio e esqueleto pós-cranial ao longo da história do grupo. Adicionalmente, um destaque é dado à anatomia dentária do grupo, uma vez que o tipo de implantação dentária tem recebido destaque como uma caracter-chave na sistemática dos membros do clado, e na elucidação das relações entre os clados dentro de Lepidosauromorpha.

### **4.2.1. Aspectos gerais e históricos**

Ao longo da história das Ciências Biológicas e, em particular, da taxonomia e da sistemática, tem-se observado que as definições dos termos (nomes de *taxa* em diversas hierarquias) sofrem mudanças por uma série de fatores, como novas descobertas de organismos vivos e fósseis, e implementação de novas metodologias de classificação, graças às novas tecnologias e abordagens de estudo, o que pode implicar em mudança de paradigmas. É importante levar isso em consideração quando se revisa a bibliografia mais antiga de um grupo biológico, no sentido de se entender melhor quais *taxa* estavam inclusos dentro de cada grupo e o porquê e o que mudou em termos de suas relações.

Em relação aos “répteis” (excluindo Aves), durante a segunda metade do século XIX foi realizada uma série de intensos trabalhos que tratavam sobre morfologia e taxonomia dos grupos, que continuaram durante os primeiros anos do século XX. Segundo Romer (1956), em parte, isso foi consequência da descoberta de novas espécies viventes, o que levou à criação de novas

categorias taxonômicas como ilustrado pela criação da ordem Rhynchocephalia, por Günters em 1867, como resultado da descrição de *Sphenodon* da Nova Zelândia. Além dos novos taxa de répteis recentes, começaram a aparecer novos achados fósseis tornando mais complexa a tarefa da classificação taxonômica dos organismos (ROMER, 1956).

Uma das primeiras publicações desta fase foi o trabalho de Opperl (1811) que usou o nome Squamata para fazer referência aos grupos “Saurii” (“répteis” com presença de membros e com ossos maxilares não dilatáveis) e “Ophidi” (“répteis” com perda dos membros externos e com ossos maxilares dilatáveis). Cabe acrescentar que Opperl incluiu dentro dos “Saurii” os crocodilos (GAUTHIER *et al.*, 2012).

Em 1866, Haeckel cunhou o termo Lepidosauria (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988) e já na segunda metade do século XIX este era usado por Zittel e Haeckel, em seus diversos trabalhos, como um grupo formado por Lacertilia, Phytomorpha e Ophidia (lagartos, mosassauros e serpentes, respectivamente) (ZITTEL, 1889; HAECKEL, 1895). Por outro lado, Cope (1890) usou o termo Squamata para agrupar a mesma associação de organismos acima citada (ROMER, 1956; EVANS, 1984); isso foi seguido por Osborn ao inserir Squamata dentro da subclasse Diapsida (OSBORN, 1903).

Osborn (1903) observou que a partir de 1867, o número de fenestras na região temporal foi se destacando como um caráter importante para a classificação dos “répteis”. Baur, Smith, Woodward e Broom<sup>1</sup> propuseram a divisão destes em dois grupos: um com uma e outro com duas fenestras temporais de cada lado do crânio. Porém, foi Broom, em 1901, quem outorgou importância sistemática a esta característica (OSBORN, 1903). Osborn (1903), com base em Broom (1901), dividiu os “répteis” em duas subclasses: Synapsida (uma fenestra temporal) e Diapsida (duas fenestras temporais). Cabe mencionar, que apesar de os rincocéfalios estarem inclusos dentro de Diapsida, o grupo Rhynchocephalia continha os Proganosauria, Pelycosauria e Mesosauria (OSBORN, 1903) grupos que, na atualidade, não estão

---

1 No texto original de Osborn (1903), não estão claras as datas precisas sobre quando ocorre esta proposta, mas deve ser entre os anos 1866 e 1901; não se teve acesso às fontes originais.

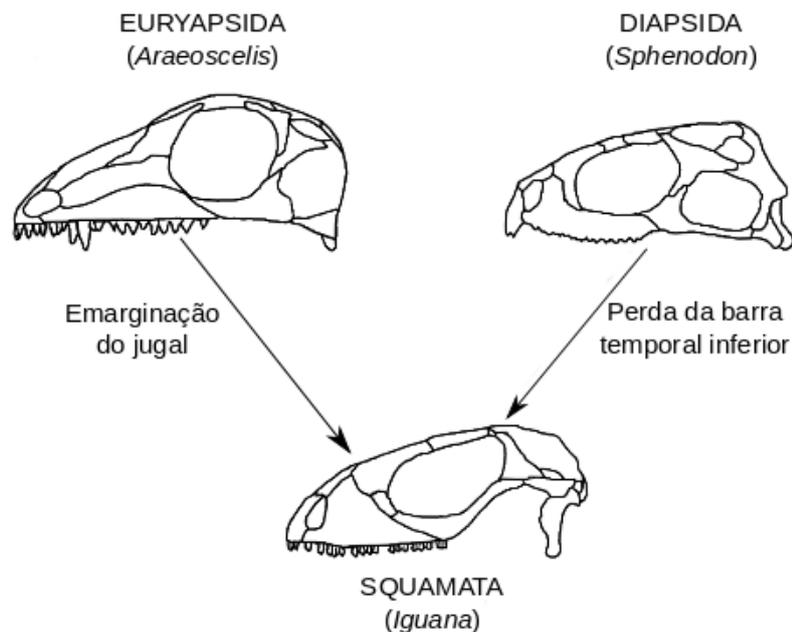
relacionados entre si; inclusive os “pelicossauros” atualmente formam um grupo parafilético posicionado na base de de Synapsida (grupo de amniotas que inclui os mamíferos e formas fósseis mais aparentadas com estes do que com os Diapsida). Outras confusões taxonômicas também aconteciam, como, por exemplo, Testudinata e Plesiosauria (que atualmente estão inseridos em Diapsida) fazendo parte de Synapsida.

Williston (1914), contrariamente ao proposto por Osborn (1903), não aceitou que os Squamata derivassem dos Diapsida, argumentando que o padrão craniano exibido pelos primeiros não deveria ter se originado dentro de Diapsida, pela perda de barra temporal inferior, mas sim a partir de um padrão craniano mais primitivo, como o dos “Euryapsida”<sup>2</sup>, usando como modelo ancestral o crânio de *Araeoscelis*, do Permiano Inferior dos EUA (Figura 17). Esta conclusão foi apoiada por Watson (1914) (EVANS, 1984). Watson (1914) e também Williston (1914, 1917) e Camp (1923). No entanto, atualmente *Araeoscelis* é considerado como um diápsido basal (EVANS, 1984; 2003).

À diferença de Watson (1914), Williston (1914, 1917) e Camp (1923), os rivais de Camp (e.g. Osborn (1903 *apud* EVANS 2003); Broom (1925 *apud* EVANS 2003) argumentavam que a região temporal dos Squamata evoluiu pela redução e perda da barra temporal inferior no ancestral do grupo. Esta hipótese foi sustentada com base em pequenos diápsidos Permo-triássicos da África do Sul (e.g. *Prolacerta*) (EVANS, 2003), os quais já não apresentam a barra temporal inferior, e com base na presença da barra temporal inferior em *Sphenodon* (Figura 17), na época considerado como conservando o padrão craniano diápsido primitivo.

---

2 O crânio tipo euriápsida refere-se àquele com apenas uma fenestra superior. Antigamente se considerava como um grupo a parte Euryapsida os amniotas que tinham esta condição. Na atualidade se sabe que este tipo de crânio é um crânio diápsido secundariamente modificado. Às vezes também o termo Parapsida é empregado como sinônimo de Euryapsida, e, em outros casos, como um subtipo de Euryapsida (KARDONG, 2011).



**Figura 17.** Hipóteses iniciais sobre a evolução do crânio dos Squamata. Retirado e modificado de Evans (2003).

Em 1956, Romer dividiu os diápsidos (chamados por ele como Sauropsida) em dois grandes grupos - Archosauria e Lepidosauria- baseando-se nas revisões de Goodrich (1916) e Watson (1954), assim como em observações próprias (ROMER, 1956; EVANS; JONES, 2010). Romer caracterizou Lepidosauria como diápsidos que têm um conjunto de características que podem ser interpretadas como não possuindo caracteres diagnósticos de Archosauria<sup>3</sup> (ROMER, 1956; EVANS; JONES, 2010). Ele considerava como pertencentes à Lepidosauria os Eosuchia, os Rhynchocephalia e os Squamata, sendo, os primeiros os mais basais e os últimos os mais derivados. Finalmente, é de interesse salientar que Romer (1956) defende a hipótese de Rhynchocephalia e Squamata pertencerem a um mesmo grupo (compartilhando um ancestral comum), partir das semelhanças observadas no esqueleto, na musculatura, e no sistema nervoso de ambos. Neste contexto ele conclui que *Sphenodon* é muito mais um típico “lagarto”, que muitos outros Squamata (como as serpentes).

3 Evans e Jones 2010 dizem textualmente: “Lepidosauria foi erigido por Romer (1956) para abarcar os diápsidos que careciam das características diagnósticas dos arcossauros”. De fato, ao revisar os caracteres apontados por Romer (1956), alguns destes são efetivamente a ausência de características presentes em Archosauria, como “sem palato secundário” (ver ROMER, 1956, p. 518).

Com o tempo, foram sendo incluídos diferentes taxa dentro de Lepidosauria que anatomicamente pareciam estar relacionados, mas que cuja semelhança, na verdade, era devida a processos de convergência evolutiva, tornando, assim, o grupo parafilético. Por exemplo, no subclado Rhynchocephalia começou-se a incluir outros taxa de dentição supostamente acrodonte, como os rincossauros, os quais, na realidade, não tinham relação de parentesco com *Sphenodon*. Assim, Rhynchocephalia passou a ser um grupo polifilético (BENTON, 1985; EVANS; JONES, 2010). Mais tarde, ele foi redefinido por Gauthier, Estes e De Queiroz (1988) como um grupo monofilético, baseado em *Sphenodon* e fósseis de fato a ele relacionados (e excluindo Rhynchosauria), resgatando a intenção original de Günther (1867), o que foi amplamente aceito.

Até os anos 1980, já no avançar do século XX, não havia um consenso sobre o uso de alguns termos, como é o caso de “Squamata”, com alguns autores referindo-o como sinônimo de Lacertilia (“lagartos”). Outras vezes, Sauria era usado como sinônimo de Lacertilia. Nos dois casos, sempre excluindo serpentes e anfisbenas (ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988). Entretanto, com o advento da sistemática filogenética, nesta mesma década, as relações entre os distintos taxa e subgrupos de Lepidosauria começaram a ser mais bem esclarecidas, e com análises baseadas na morfologia testou-se positivamente a monofilia de Squamata (e.g. GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988). Tais análises ajudaram a definir melhor o grupo Squamata e a esclarecer que Lacertilia ou “lagartos” era parafilético. Cabe mencionar também, que apesar de haver consenso sobre a condição parafilética dos “lagartos”, este termo continua sendo usado para referir-se aos Squamata que não são nem serpentes nem anfisbenas (EVANS, 2003).

Lepidosauromorpha é um dos dois grandes grupos dentro de Diapsida, sendo o grupo-irmão dos Archosauromorpha. Durante a década de 1980, a partir de diversos estudos, Lepidosauromorpha foi reconhecido como um grupo monofilético (e.g. EVANS 1984; BENTON 1985; GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988). Gauthier, durante o desenvolvimento de sua tese de doutorado (“A cladistic analysis of the higher systematic categories of the

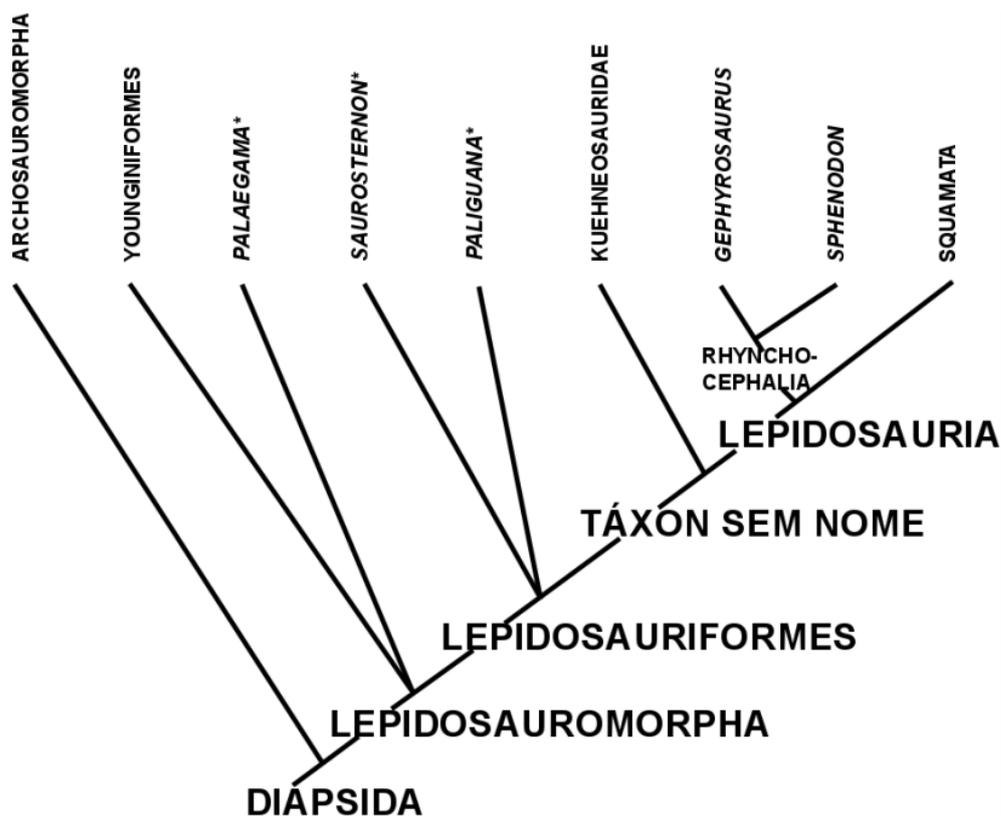
Diapsida” com data de conclusão em 1984), abordando as relações filogenéticas dos Diapsida, foi quem propôs o termo “Lepidosauromorpha”. No entanto, antes mesmo terminar a tese (obs. Pess.) e de outro artigo sobre as relações filogenéticas dos lepidossauros (obs. Pess.), o termo já havia sido utilizado por outros autores.

A primeira vez que o termo “Lepidosaurmorpha” foi usado em uma publicação formal foi no artigo “The triassic reptile *Hyperodapedon* from Elgin: functional morphology and relationships”, de autoria de Benton (1983). Inclusive, Benton dá crédito a Gauthier, citando o seu manuscrito da tese ainda não publicado. Porém, em publicações subsequentes do próprio Benton, se atribui a autoria de Lepidosauromorpha (e.g., Benton, 1985). Evans (1984) cita Gauthier do mesmo modo que Benton (1983), e posteriormente citado por Evans (1988), com data da tese. Assim ao revisar a literatura sobre lepidossauros observa-se que não há um consenso sobre a autoria do termo Lepidosauromorpha. Alguns autores citam como sendo de autoria de Benton (1983) (e.g., GAO; FOX, 1991), e outros de Gauthier (1984) (e.g., EVANS 1991; BORSUK-BIALYNICKA; EVANS 2009; RENESTO; BERNARDI, 2013); outros, ainda, citam Gauthier, Estes e De Queiroz (1988) como a fonte de referência (e.g., SCHOCH; SUES 2018).

Com o passar dos anos, o artigo “A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha” de Gauthier, Estes e De Queiroz (1988), tem sido o mais citado como referência formal para o termo Lepidosauromorpha, o qual passou a ser usado em praticamente todas as filogenias propostas para o grupo (Figura 18), embora na maioria dos trabalhos na paleontologia sistemática seja citado “Gauthier, 1984” ao lado de “Lepidosaurmorpha” (obs. Pess.). Gauthier, Estes e De Queiroz (1988) definiram Lepidosauromorpha como “o grupo monofilético formado por *Sphenodon* e Squamata e todos os sáurios que compartilham entre si um ancestral comum mais recente com estes do que com os Crocodilos e Aves”. Nesta proposta, os taxa incluídos em Lepidosauromorpha foram Younginiformes, *Palaeagama*, *Saurosternon*, *Paliguana*, Kuehnesosauridae, Rhynchocephalia e Squamata (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988) (Figura 18).

Após Gauthier, Estes e De Queiroz. (1988), algumas modificações sutis sobre a redação na definição de Lepidosauomorpha têm sido feitas ao apresentar o grupo. Por exemplo, Evans e Jones (2010), o definem como “o grupo monofilético que reúne o último ancestral comum de Squamata (“lagartos”, serpentes, e anfisbenas) e Rhynchocephalia (representado por *Sphenodon*), e todos os descendentes deste ancestral” (EVANS; JONES 2010).

No mesmo trabalho de 1988, Gauthier e colaboradores erigiram o clado Lepidosauriformes (Figura 18) que, no entanto, não teve o mesmo sucesso em seu uso subsequente entre os diferentes autores. Em parte, isso se deveu ao fato de que vários *taxa* inicialmente classificados como Lepidosauomorpha e Lepidosauriformes (e.g., Younginiformes, Kuehnesosauridae, *Saurosternon Palaeagama*, ver também Quadro A1), agora constituírem clados mais inclusivos como Neodiapsida ou Diapsida.



**Figura 18.** Cladograma de Gauthier, Estes e De Queiroz (1988), com as hipóteses das relações filogenéticas dentro de Lepidosauomorpha. Retirado e modificado de Estes, De Queiroz e Gauthier (1988).

O grupo Lepidosauromorpha está representado nos dias de hoje unicamente por integrantes do clado Lepidosauria (Squamata e Rhynchocephalia), formandoo grupo de répteis (com exceção de Aves) com a maior diversidade de espécies, amplamente distribuídas pelo mundo. Das 10.418 espécies viventes conhecidas, apenas uma – *Sphenodon punctatus* – pertence a Rhynchocephalia; as demais espécies estão distribuídas dentro do grupo dos Squamata (UETZ, 2010; UETZ;HOSEK, 2019).

Os lepidossauros apresentam tamanhos que vão desde o do gekko (*Sphaerodactylus*), de 16 mm (do rostro até a cloaca), e o camaleão-folha (*Brookesia*), de 18 mm (do rostro até a cloaca), até o dragão-de-komodo (*Varanus komodoensis*) que pode atingir 3 m de comprimento (EVANS, 2003; POUGH; HEISER, McFARLAND, 1999). Ocupam distintos habitats, desde pântanos, desertos, florestas até o ambiente marinho, e podem ser planadores, “paraquedistas”, nadadores, fossoriais, corredores e, até, bípedes facultativos. As dietas dentro do grupo também são variadas: vão desde dietas insetívoras, herbívoras, onívoras, durofágicas, e, inclusive, alguns são predadores ativos; formas inoculadoras de veneno também ocorrem (EVANS, 2003; POUGH; HEISER, McFARLAND, 1999).

Existe um amplo registro fóssil que evidencia que Lepidosauria também foi diverso no passado, com mais de 1.000 espécies extintas descritas segundo Cadwell (2005 *apud* RAGE, 2013). Apesar de os primeiros registros formais de Squamata datarem do Triássico (SIMÕES *et al.*, 2018), durante grande parte do Mesozoico a diversidade estava majoritariamente representada pelos distintos *taxa* de Rhynchocephalia. Mas do Cretáceo até o Recente, esta diversidade passou a estar mais centrada dentro do grupo dos Squamata (EVANS; PRASAD, MANHAS, 2002; EVANS, 2003; SIMÕES *et al.*, 2018). Assim, os dois grupos, em tempos diferentes, apresentaram diversidade ecológica equivalente (REYNOSO 2000; APESTEGUÍA, 2008; JONES, 2006a, 2008; 2009; EVANS; PRASAD, MANHAS, 2001; EVANS; JONES, 2010; POUGH; HEISER, McFARLAND, 1999).

Pouco se conhece sobre a história inicial de Lepidosauromorpha (EVANS; BORSUK-BIALYNICKA, 2009), em boa parte porque o registro fóssil mais

antigo é escasso e, às vezes, é fragmentário e/ou mal preservado. Há estimativas indiretas de que a origem do grupo deve ter acontecido por volta do Permiano, utilizando relógios moleculares (e.g. EZCURRA; SCHEYER, BUTLER, 2014; JONES *et al.*, 2013 ) e o registro fóssil mais antigo de Archosauomorpha, *Eorasaurus olsoni* que é datado como Meso-Neopermiano (Capitaniano/Wuchiapingiano) (EZCURRA; SCHEYER, BUTLER, 2014). Já o registro mais antigo de Lepidosauomorpha, até agora aceito pela maioria dos autores, remonta ao Eotriássico sul-africano, provavelmente de idade entre o Induano e o Olenekiano (Eotriássico) e corresponde a um crânio descrito como *Paliguana whitei* Broom, 1903 (BENTON *et al.*, 2015; EVANS; JONES, 2010; EZCURRA; SCHEYER, BUTLER, 2014; JONES *et al.*, 2013) (Tabelas A1 e A2).

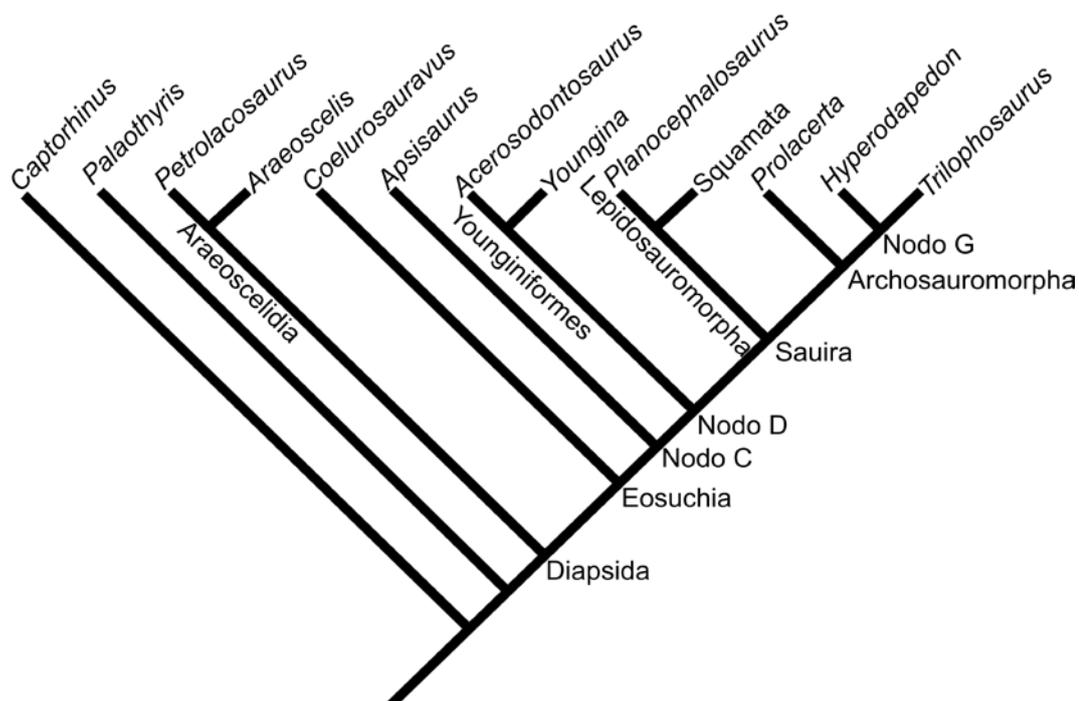
Em relação aos relógios moleculares alguns autores calcularam a data da divergência entre Archosauomorpha-Lepidosauomorpha e obtiveram como resultado diversas datas que, em sua maioria, acomodam-se entre o Mesopermiano e o Neopermiano (ver EZCURRA; SCHEYER, BUTLER, 2014). Nesse sentido, Jones *et al.* (2013) usaram o registro fóssil como idade mínima para calibrar o relógio molecular e obtiveram uma média para a divergência Archosauomorpha-Lepidosauomorpha de 271 Ma., que corresponde ao início do Mesopermiano (Guadalupiano).

#### **4.2.2. Relações filogenéticas de Lepidosauomorpha.**

As modificações na definição de Lepidosauomorpha tem sido mínimas mantendo o sentido original que a definição que foi proposta formalmente por Gauthier, Estes e De Queiroz (1988). Já as relações internas do grupo, assim como os *taxa* que são inclusos dentro deste grupo tem sofrido alterações, graças aos novos achados fósseis, às revisões dos materiais antigamente descritos, às mudanças decorrentes das análises cladísticas, e, também, devido à inclusão de dados oriundos de estudos moleculares.

Neste contexto, podemos, por exemplo, citar, Laurin (1991) que, ao descrever a espécie de Eosuchia *Apsisaurus witteri* do Permiano e fazer uma análise filogenética dos diápsidos, obteve dentro de seus resultados que os

Younginiformes não estão dentro de Lepidosauromorpha, como inicialmente havia sido proposto por Gauthier, Estes e De Queiroz (1988). Na hipótese filogenética de Laurin (1991), eles são o grupo-irmão dos Sauria (Archosauromorpha + Lepidosauromorpha), com o qual formam os Neodiapsida (LAURIN, 1991) (Figura 19).

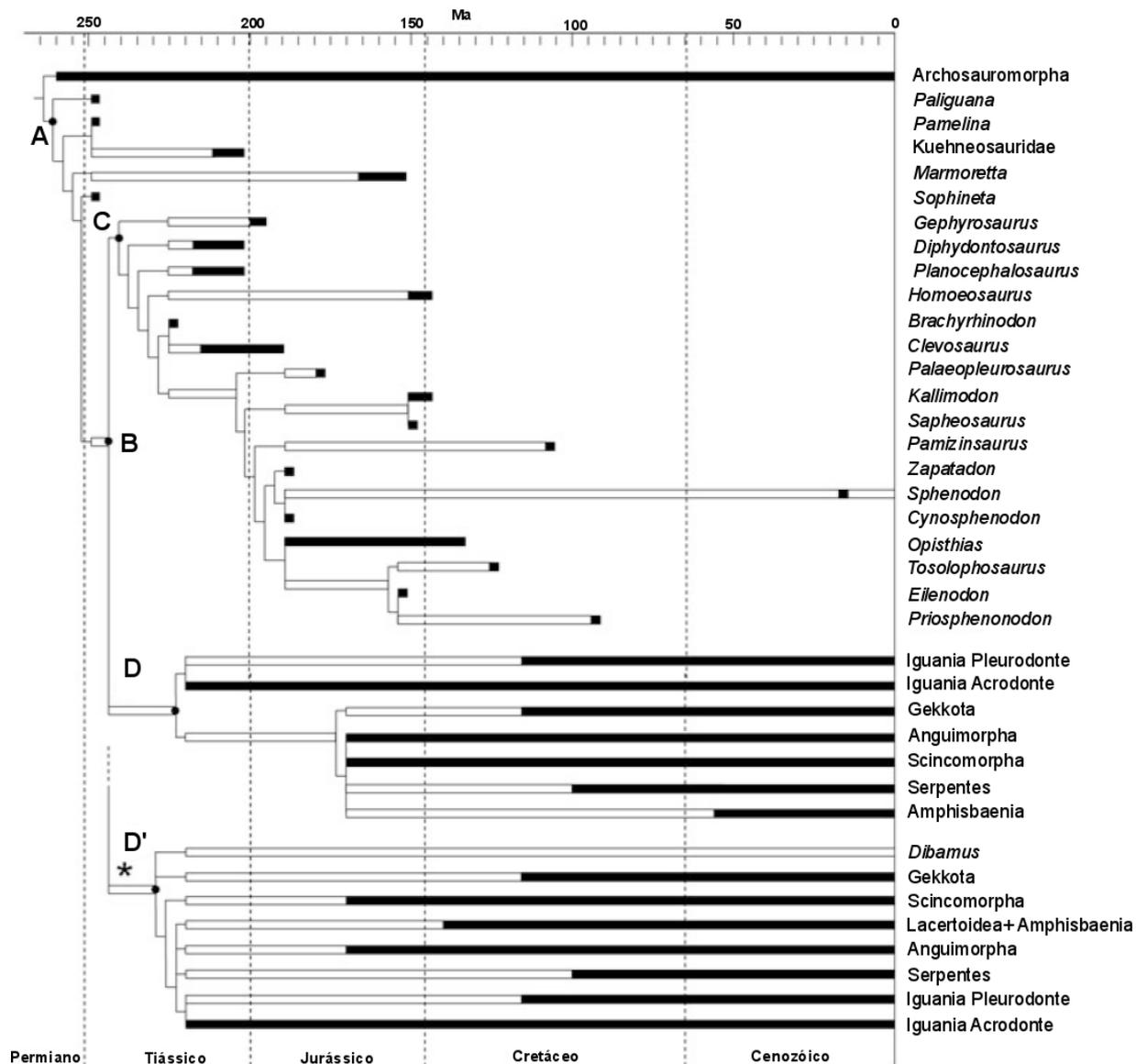


**Figura 19.** Cladograma de Laurin (1991), com as hipóteses de relações filogenéticas dos primeiros Diapsida. Retirado de Laurin (1991).

Novos *taxa* foram sendo incluídos (Quadros A1 e A2) em Lepidosauromorpha, assim como também diversos outros têm mudado suas posições (A1). Com respeito aos *taxa* inclusos em Lepidosauromorpha, além de Squamata e Rhynchocephalia, segundo Evans; Jones (2010) e Jones *et al.* (2013) teríamos os seguintes: Kuehneosauridae, *Paliguana whitei*, *Sophineta cracoviensis*, *Marmoretta oxoniensis* e *Coartaredens isaaci* (Figura 20, *taxa* inclusos dentro o clado A, mas não dentro do clado C). Outros *taxa*, porém, geram dúvidas sobre sua inclusão ou não dentro de Lepidosauromorpha: *Tamaulipasaurus morenoi*, *Megachirella wachtleri*, *Saurosternon bainii* (EVANS; JONES, 2010; JONES *et al.*, 2013).

No decorrer dos anos, como se pode observar no Quadro (A1), as relações dos *taxa* acima citados seguem mudando e/ou continuam pouco esclarecidas. Isso é consequência dos novos achados, revisões e redescritões usando, às vezes, novas tecnologias (como tomografias), inclusão de *taxa* antes não inclusos nas análises filogenéticas, assim como criação de novas matrizes para análises filogenéticas ou modificação das já existentes e recodificação de alguns *taxa* (e.g., CONRAD, 2017; SCHOCH; SUES, 2018; SIMÕES *et al.*, 2018). Em alguns casos, nas hipóteses resultantes das análises temos *taxa* que estão inclusos dentro de Lepidosauromorpha em algumas delas e, em outras, estão fora. Em outros casos, as mudanças ocorrem dentro de Lepidosaurmorpha, onde os *taxa* “transitam” entre serem parte de Lepidosauria ou serem Lepidosauromorpha não-Lepidosauria.

Por exemplo, no caso de Kuehneosauridae, sua posição filogenética ainda está incerta. Apesar de alguns autores considerem-no dentro dos Lepidosauromorpha, em algumas análises este grupo cai fora de Lepidosauromorpha, sendo considerado como um Diapsida não-Lepidosauromorpha (e.g., MÜLLER 2004; SIMÕES *et al.*, 2018). Outro exemplo digno de menção é *Megachirella wachtleri* Renesto e Ponsanto, 2003 (do Anisiano da Itália), que em sua descrição original foi referenciado como um Lepidosauromorpha (RENESTO; PONSANTO, 2003), porém fora dos Lepidosauria, e após sua recente revisão (SIMÕES *et al.*, 2018), foi referenciado como um stem-Squamata, passando a ser o registro fóssil mais antigo de Squamata. Nesse mesmo estudo, o táxon *Marmoretta oxoniensis* Evans, 1991, considerado também com um Lepidosauromorpha não-Lepidosauria na sua descrição original, na nova análise de Simões *et al.* (2018) cai dentro dos stem-Lepidosauria. Entretanto, em outra análise publicada no mesmo ano para testar a posição filogenética de um novo táxon *Fraxinisaura rozynekae* Schoch & Sues, 2018, *M. oxoniensis* cai dentro dos Lepidosauromorpha não-Lepidosauria.



**Figura 20.** Árvore estratofilogenética de Lepidosauromorpha. **A**, Lepidosauromorpha; **B**, Lepidosauria; **C**, Rhynchocephalia; **D**, Squamata (árvore morfológica); **D'**, Squamata (árvore molecular). Retirado e modificado de Evans e Jones (2010). Obs. A datação de Iguania Acrodonte no Triássico, foi baseada em *Tikiguania* da Índia, interpretado como tendo idade carniana; atualmente este material é considerado Neógeno ou Quaternário (HUTCHINSON; SKINNER, LEE, 2012).

#### 4.2.2.1 Relações filogenéticas de Rhynchocephalia.

Os rincocéfálios estão atualmente representados pelo gênero neozelandês *Sphenodon*, com uma única espécie *S. punctatus*. Inicialmente se considerava que este gênero era formado por duas espécies *S. punctatus* e *S. guntheri*, restritas a algumas ilhas da Nova Zelândia segundo Daugherty *et al.* (1990 *apud*: EVANS; PRASAD, MANHAS, 2001; JONES, 2008). Estudos

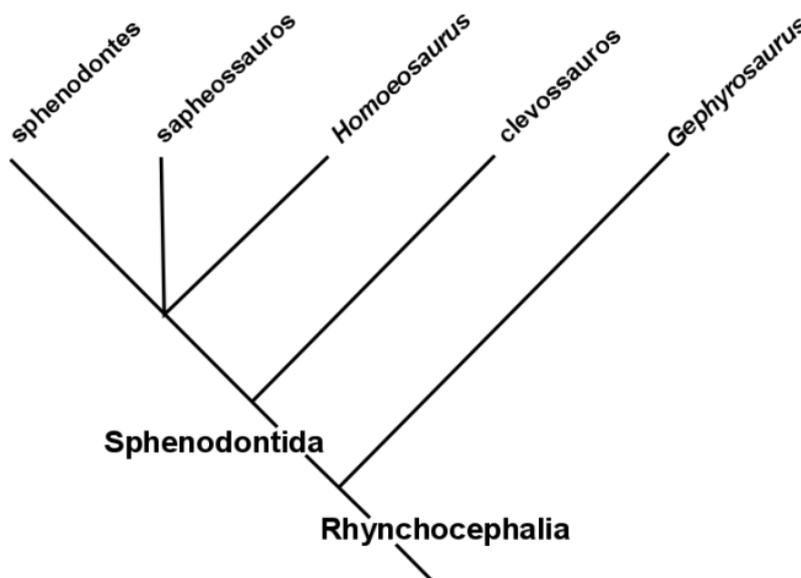
genéticos comparativos das populações mostraram não existir uma clara separação ao nível genético entre as duas espécies, sendo *S. guntheri* sinônimo de *S. punctatus* (HAY *et al.*, 2010).

Os primeiros achados fósseis publicados datam do ano 1831 e o registro de rincocefálios vem crescendo continuamente (ver Quadro A3). Assim o registro fóssil tem cada vez mais evidenciado que, no passado, o grupo Rhynchocephalia foi bem diverso.

Rhynchocephalia foi inicialmente proposto por Günther (1867) para abarcar *Sphenodon* e os fósseis relacionados a ele. Entretanto, neste grupo foram inclusos *taxa* que não estavam relacionados entre si, convertendo-o em um grupo polifilético (EVANS; JONES 2010). Mais tarde, foi “definido” dentro da diagnose apresentada por Gauhtier, Estes, De Queiroz, (1988) como: “Rhynchocephalia inclui a espécie do Eojurássico, *Gephyrosaurus bridensis* (Evans, 1980), e seu táxon-irmão, Sphenodontida, do Eotriássico até o recente” (Figura 21) (Gauthier; ESTES, DE QUEIROZ, 1988), pois eles não realizam uma definição formal do grupo, também mencionam que faltam fazer ainda mais análises do grupo e estudos da anatomia e relações internas. Os mesmos autores redefinem o clado Sphenodontida de Estes (1983) como um “subclado” de Rhynchocephalia, tendo *Gephyrosaurus* como grupo-irmão.

Cabe mencionar que, assim como Gauhtier, Estes, De Queiroz, (1988), alguns autores usam os termos Sphenodontida ou, então, Sphenodontia, em vez de Rhynchocephalia, para evitar confusão com Rhynchosauria (e.g., BENTON, 1985; WU 1994; VIDAL; HEDGES, 2005). Entretanto, nos últimos anos há uma tendência a se optar preferencialmente por Rhynchocephalia pelas seguintes razões: (1) antiguidade, o termo Rhynchocephalia foi cunhado por Günther em 1867, enquanto que Sphenodontia foi erigido por Williston em 1925, e Sphenodontida por Estes em 1983 (JONES *et al.*, 2009b: material suplementar); (2) Sphenodontia é menos inclusivo já que contemplava originalmente menos grupos que Rhynchocephalia (JONES *et al.*, 2009b: material suplementar). O mesmo acontece com Sphenodontida, que *sensu* Gauhtier, Estes, De Queiroz, (1988), é um clado de Rhynchocephalia, tendo *Gephyrosaurus* como grupo-irmão (Figura 21.); (3) ainda que os termos

Sphenodontia e Sphenodontida tenham sido criados com o intuito de evitar confusão com Rhynchosauria, eles acabaram gerando outros tipos de confusão. Por último cabe mencionar que na atualidade o termo mais aceito para referir-se aos “Sphenodontida” (*sensu* GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988) é Sphenodontia (ver RIEPPEL 1994; REYNOSO, 1996; HSIU; DE FRANÇA, FERIGOLO, 2015).



**Figura 21.** Cladograma de Gauthier *et al.* (1988) com as hipóteses das relações filogenéticas dentro de Rhynchocephalia. Retirado e modificado de Gauthier *et al.* (1988).

No final dos anos 1980, uma série de análises filogenéticas, além da de Gauthier, Estes e De Queiroz (1988), foi feita com o intuito de resolver as relações dentro de Rhynchocephalia, especialmente dentro de Sphenodontia (e.g. EVANS, 1984, 1988; BENTON, 1985; FRASER, 1986, 1988; FRASER; BENTON, 1989; WHITESIDE, 1986). Estas análises geraram diferentes conclusões, em parte pelo uso de diferentes conjuntos de caracteres, além da presença de dados incompletos (por haver táxons pouco conhecidos) (FRASER; BENTON 1989; REYNOSO 1996). Entre as controvérsias, encontravam-se, por exemplo, as relações entre *Homoeosaurus*, *Palaeopleurosaurus* e *Clevosaurus* (WU, 1994). Com o crescimento do número de *taxa* conhecidos, na década de 1990 foram realizadas novas análises (e.g., WU, 1994; REYNOSO, 1996, 1997, 2000; REYNOSO; CLARK, 1998; APESTEGUÍA; NOVAS 2003; APESTEGUÍA; GÓMEZ; ROUGIER 2012, 2014; MARTÍNEZ 2013; APESTEGUÍA; CARBADILLO, 2014; HSIU; DE FRANÇA,

FERIGOLO, 2015). Deste conjunto de hipóteses filogenéticas, incluindo além dos caracteres do crânio, caracteres do pós-crânio (REYNOSO, 1996; APESTEGUÍA; E NOVAS, 2003), resultaram alguns grupos considerados monofiléticos, os quais não são suportados em todas as filogenias, mas que são reconhecidos pela maioria dos autores. São eles: Clevosauridae, Sphenodontinae, Opisthodontia e Eilenodontidae, os quais serão comentados a seguir. Mas cabe comentar que autores como Jones *et al.* (2008), por exemplo, mencionam que Rhynchocephalia está constituído por seis grupos: “táxons basais”, que corresponde a um grupo parafilético e caracterizado por formas gráceis; clevossauros, caracterizados por serem formas robustas; pleurosauros, caracterizados por serem formas aquáticas de corpos longos; sappeosauros, correspondendo a formas aquáticas de corpos curtos; eilenodontines, herbívoros de corpos grandes e pesados; e os sphenodontines, que incluem *Sphenodon* e os *taxa* com uma dentição tipo *Sphenodon*. Em geral, estes agrupamentos não são recuperados nas análises filogenéticas.

Além dos clados anteriormente mencionados, em diversas análises tem sido recuperado dentro de Sphenodontia um clado bem suportado, que inclui *Sphenodon punctatus*, denominado informalmente como “crown-Sphenodontia” (*e.g.*, FRASER; BENTON, 1989; AESTEGUÍA *et al.* 2012; APESTEGUÍA; CARBALLIDO, 2014) ou “derived-Sphenodontia” (*e.g.*, APESTEGUÍA *et al.* 2012, 2014: supplementary material), mas sem definição formal. Fraser e Benton (1989) nomeiam como “crown-group”, a um conjunto de oito *taxa* que formam uma politomia: *Clevosaurus*, *Kallimodon*, *Palaeopleurosaurus*, *Sappeosaurus*, *Piocormus*<sup>4</sup>, *Toxolophosaurus*, *Eilenodon* e *Sphenodon*. Neste caso usar o termo “crown” seria relativamente correto, considerando que se usa para indicar um táxon recente ou clado com *taxa* recentes, embora possa conter *taxa* extintos, com seu grupo-externo imediato extinto (SERENO 1999).

Apesar disso, em análises posteriores nas quais a quantidade de *taxa* usados é maior e os grupos têm ficado relativamente melhor resolvidos, o termo “crown-Sphenodontia” continuou sendo usado, porém abrangendo os *taxa* que compartilham o ancestral- comum mais próximo entre *Clevosaurus* e

<sup>4</sup> Considerado sinónimo de *Sappeosaurus*, sendo um exemplar em diferente estado ontogenético (Evans 1994)

*Sphenodon*, em vez de ser usado unicamente para o clado mais inclusivo que incluía o taxón *Sphenodon*. Neste caso a minha postura seria não usar o termo crown-Sphenodontia dentro de Rhynchocephalia, a não ser unicamente para o grupo monofilético menos inclusivo que contém a *Sphenodon*, pois o intuito deste termo é ressaltar que clados ou taxa estão presentes, ou têm representantes, na atualidade, desta forma o clado que corresponderia a “crown-Sphenodontia” seria Sphenodontinae<sup>5</sup>, não entanto este clado não é recuperado em todas as análises. É provável que os autores das análises posteriores a de Fraser e Benton (1989), tenham só replicado o nome dado por eles, para incluir todos os taxa que estejam relacionados com o ancestral-comum mais próximo de *Clevosaurus* e *Sphenodon*. Posteriormente, alguns autores passaram a usar derived-Sphenodontia como sinônimo de crown-Sphenodontia (e.g., APESTEGUÍA *et al.* 2012, 2014: supplementary material).

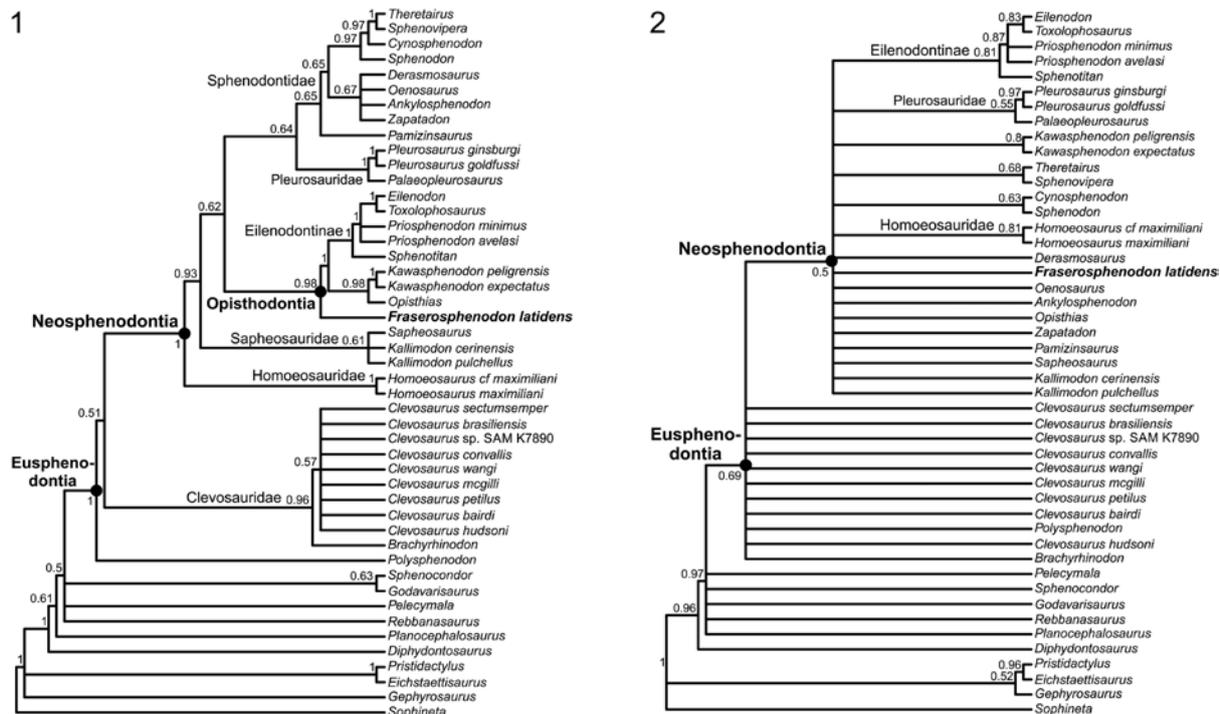
Recentemente Herrera-Flores *et al.* (2018) na revisão do táxon *Clevosaurus latidnes* (agora *Fraserosphenodon latidens*, que será mencionado mais adiante), propõe um termo formal, Eusphenodontia, para o clado antes nominado “crown-Sphenodontia” ou “derived-Sphenodontia”. Os autores definem o clado Eusphenodontia como o clado menos inclusivo que contém *Polysphenodon muelleri*, *Clevosaurus hudsoni* e *Sphenodon punctatus*. Nesse mesmo trabalho é proposto um segundo clado, também bem suportado, chamado Neosphenodontia, o qual é definido como o clado mais inclusivo que contém *S. punctatus* mas não *C. hudsoni* (Figura 22).

Como consenso na maioria das análises filogenéticas *Gephyrosaurus bridensis* Evans, 1980 (Figuras 23, 24B 25, 26), sempre se posiciona como táxon-irmão de Sphenodontia, pelo qual é considerado basal em relação aos outros rincocéfalios. Este táxon provém do Eojurássico do País de Gales. Outra espécie que também apresenta uma série de características basais, embora já esteja dentro de Sphenodontia, porém fora dos Eusphenodontia, é *Diphydontosaurus avonis* Whiteside, 1986, do Neotriássico da Inglaterra. Atualmente existem mais taxa considerados Sphenodontia não-Eusphenodontia (ver Quadro A3) (Figuras 23, 24B 25, 26).

---

<sup>5</sup> Definido na página 64 da presente tese.

Na sequência, são apresentados diversos clados geralmente recuperados nas diversas análises filogenéticas. Embora muitas vezes estes grupos não estejam fortemente suportados nas análises, eles são constantes.



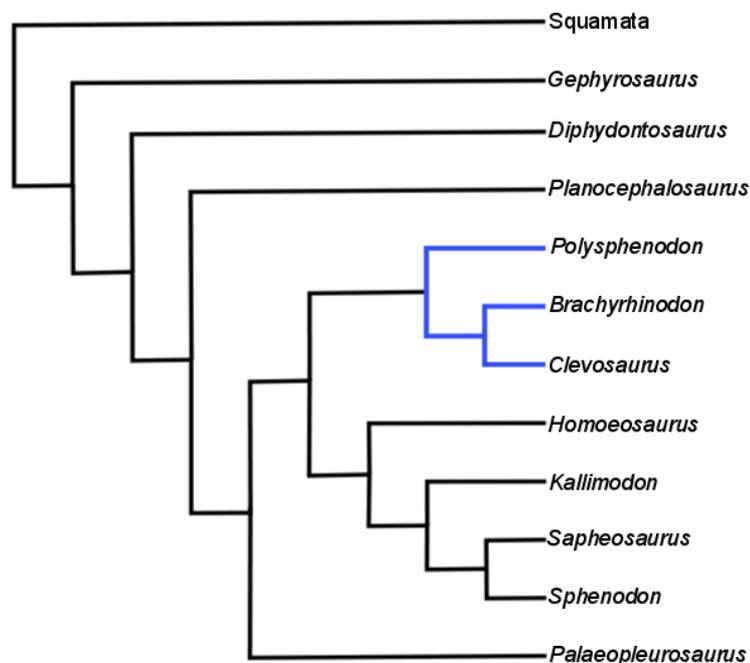
**Figura 22.** Cladogramas de Herrera-Flores *et al.* (2018) com as hipóteses das relações filogenéticas dentro de Rhynchocephalia. 1) Árvore de consenso usando máxima parsimonia; 2) Árvore de consenso usando o método de inferência Bayesiana. Retirado de Herrera-Flores *et al.* (2018).

### Eusphenodontia:

**Clevosauridae.** Wu (1994) foi o primeiro a distinguir o grupo “clevosaurs”<sup>6</sup>, que mais tarde também seria reconhecido por outros autores (Figura 23) (e.g., REYNOSO 1996, 1997; REYNOSO; CLARK, 1998; RAUHUT *et al.*, 2012, ver material suplementar). Quando da descrição de *Clevosaurus brasiliensis*, baseada em materiais do Triássico brasileiro, Bonaparte e Sues (2006) formalizaram este grupo como “família” Clevosauridae, definindo-a como o grupo formado pelo último ancestral-comum de *Bachyrhinodon*, *Polysphenodon* e *Clevosaurus* e todos seus descendentes. Posteriormente, Hsiou, De França, Ferigolo, (2015), a partir de novos dados anatômicos sobre

<sup>6</sup> As análises de Wu (1994) basearam-se nos caracteres propostos por Fraser e Benton (1989) e foram considerados somente caracteres do crânio.

*C. brasiliensis*, fizeram uma nova análise filogenética tomando como base a matriz de Apesteguía *et al.* (2014). Na referida análise a “família” Clevosauridae é redefinida como o grupo composto por todos os taxa mais estreitamente relacionados com *Clevosaurus* do que com *Sphenodon*. Neste grupo estão inclusos: *Polysphenodon*, *Brachyrhinodon*, *C. bairdi*, *C. brasiliensis*, *C. convalis*, *C. hudsoni*, *C. mcgilli*, *C. wangi*, e *C. sp.* Como já havia sido apontado por Martinez *et al.* (2013), *C. latidens* encontra-se fora de Clevosauridae e, tanto na análise de Martinez *et al.* (2013) como na de Hsiou, De França, Ferigolo (2015), a espécie aparece mais relacionada com os Opisthodontia (Figura 24). Frente a este cenário Herrera-Flores *et al.* (2018) fazem a revisão de *C. latidens* e testam sua posição filogenética, recuperando-o como táxon-irmão dos Opisthodontia e, portanto, e mudando o nome genérico para *Fraserosphenodon* (Figura 22). Na mesma análise, Herrera-Flores *et al.* (2018), recuperam o clado Clevosauridae integrado pelos seguintes taxa *Brachyrhinodon*, *C. bairdi*, *C. brasiliensis*, *C. convalis*, *C. hudsoni*, *C. mcgilli*, *C. petilus*, *C. wangi*, *C. sectumseper*, e *C. sp.*, com a diferença as análises anteriores de que o táxon *Polysphenodon*, considerado como um membro do clado Clevosauridae, cai como grupo irmão dos clados Clevosauridae + Neosphenodontia.



**Figura 23.** Cladograma resultante de Wu (1994) onde são mostradas as relações dentro de Rynchocephalia. Retirado e modificado de Wu (1994). Em azul está destacada o clado Clevosauridae, identificado originalmente por Wu como grupo “Clevosaurs”.

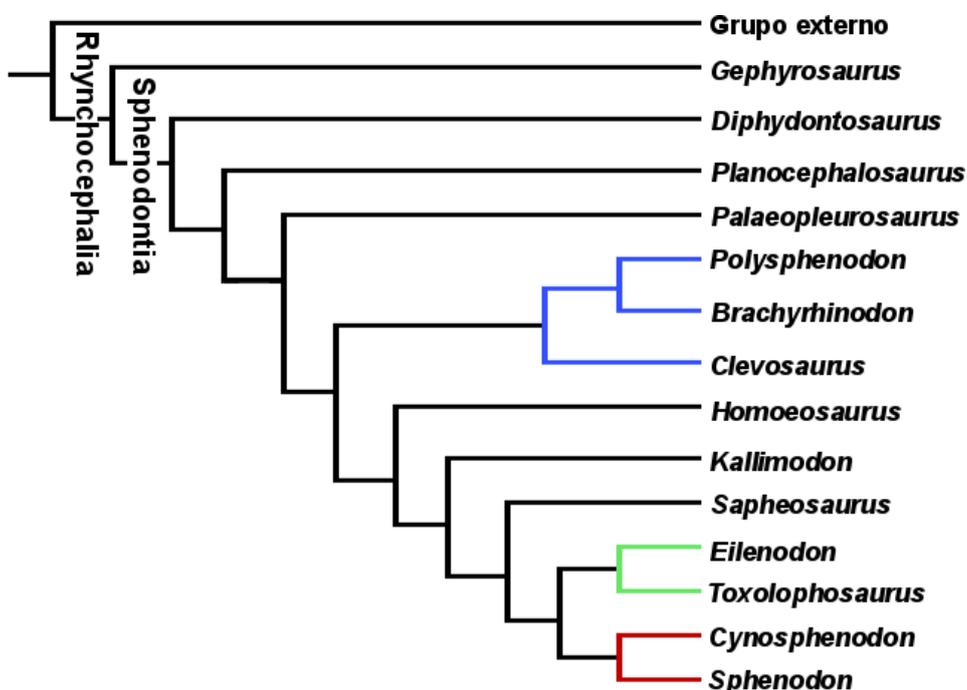
Bonaparte e Sues (2006) erigiram a família Clevosauridae para formalizar o grupo “Clevosarus”, reconhecido tanto nas análises de Wu (1994), como de Reynoso (1996). Colocar o nome para categorizar o grupo como família, não seria uma posição congruente com o viés filogenético e cladístico. Assim, no presente texto o grupo será referido com o nome Clevosauride, como clado. Clevosauridae como já mencionado, é recuperado em várias análises filogenéticas, embora no interior do grupo exista uma série de politomias que ainda precisam ser resolvidas. Também é necessário se avaliar se todos os *taxa* *Clevosaurus* pertencem mesmo a um único gênero ou podem estar representando diversos gêneros, ou, ainda algumas espécies sejam sinônimos. Estas problemáticas já têm sido apontadas por alguns autores (e.g., JONES 2006b china, HSIU; DE FRANÇA, FERIGOLO, 2015; HERRERA-FLORES *et al.*, 2018).



**Figura 24.** Cladogramas resultantes de Hsiu *et al.* (2015), onde se mostra as relações dentro de Rhynchocephalia. A, Árvore de consenso estrito. B, Árvore obtida pelo protocolo PCR (a-m indicam as prováveis posições dos *taxa* não testados). Retirado de Hsiu *et al.* (2015).

## Neosphenodontia:

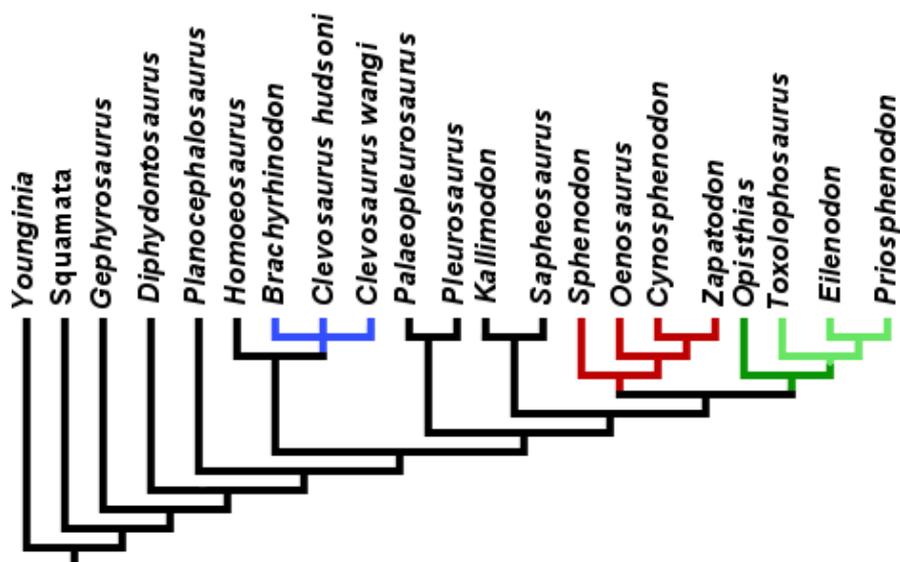
**Sphenodontinae.** Reconhecido inicialmente por Reynoso (1996) (Figura 25), como um grupo composto por *Cynosphendon* e *Sphenodon*. Posteriormente, diferentes análises recuperaram Sphenodontinae (e.g. APESTEGUÍA; NOVAS 2003; RAUHUT *et al.*, 2012; MARTINEZ *et al.*, 2013; HSIU; DE FRANÇA, FERIGOLO, 2015) sendo integrado por: *Sphenodon*, *Oenosaurus*, *Cynosphendon* e *Zapatodon* (Figura 25). No enquanto, em outras análises este grupo não é recuperado (e.g., APESTEGUÍA *et al.*, 2012, 2014; APESTEGUÍA; CARBADILLO 2014).



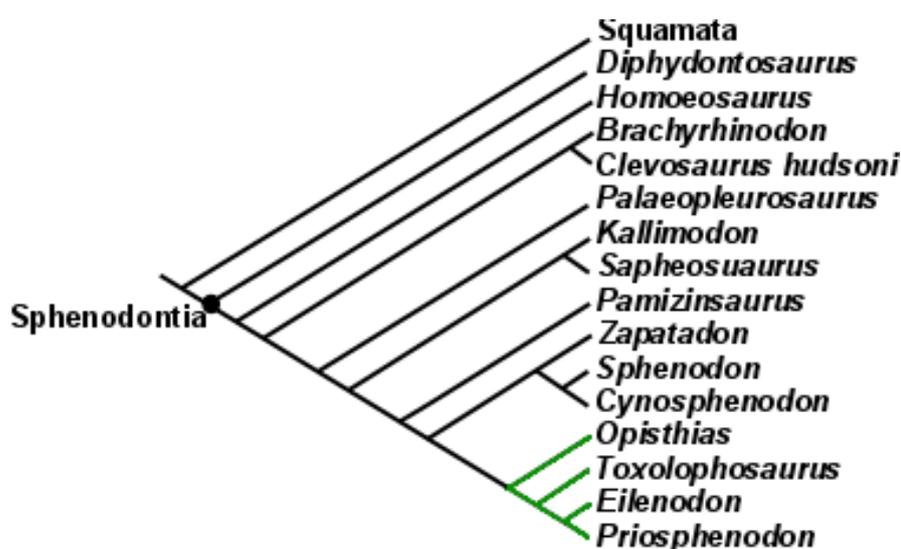
**Figura 25.** Cladograma resultante de Reynoso (1996), onde se mostra as relações dentro de Rhynchocephalia. Em azul está destacado o clado Clevosauridade, identificado por Reynoso (1996) como grupo “clevosaurus”; em vermelho é mostrado o clado Sphenodontinae; em verde, o clado Eilenodontinae. Retirado e modificado de Reynoso (1996).

**Opisthodontia.** Provavelmente este seja o grupo mais constante nas topologias resultantes das diferentes análises. Foi recuperado inicialmente e definido por Apesteguía e Novas (2003) como um novo *stem*-grupo abrangendo todos os esfenodontes que estão mais relacionados com *Priosphendon* do que com *Sphenodon*. Inclui os seguintes taxa: *Opisthias*, *Priosphendon*, *Toxolophosaurus*, *Eilenodon* e *Sphenotitan* (APESTEGUÍA; NOVAS 2003; RAUHUT 2012; MARTINEZ *et al.*, 2013) (Figuras 25 e 26). Neste contexto, Opisthodontia inclui o clado Eilenodontidae.

**Eilenodontinae.** Recuperado inicialmente por Reynoso (1996) e depois por Apesteguía e Novas (2003) (Figuras 25 a 27), segue sendo mais ou menos constante nas diferentes análises como o grupo-irmão do gênero *Opisthias*, e integrado pelos seguintes taxa: *Priosphenodon*, *Toxolophosaurus* e *Eilenodon* (APESTEGUÍA *et al.*, 2012. 2014; RAUHUT *et al.*, 2012). A sinapomorfia indicada por Rauhut *et al.* (2012), para este grupo é um processo retroarticular reduzido e curvado dorsalmente.



**Figura 26.** Cladograma resultante de Rauhut *et al.* (2012), onde são mostradas as relações dentro de Rhynchocephalia. Em azul aparece o clado Clevosauridade; em vermelho é mostrado o clado Sphenodontinae; em verde escuro está demarcado o clado Opisthodontia, que inclui Eilenodontinae, em verde claro. Retirado e modificado de Rauhut *et al.* (2012).



**Figura 27.** Cladograma resultante de Apesteguía e Novas (2003), onde se mostra as relações dentro de Rhynchocephalia. Em verde está o clado Opisthodontia. Retirado e modificado de Apesteguía e Novas (2003).

#### **4.2.2.2 Relações filogenéticas de Squamata.**

Como já mencionado, na atualidade, o grupo dos Squamata está bem diversificado morfológica e ecologicamente (CONRAD, 2008). Das 10.417 espécies atuais, o grupo dos “lagartos” é o mais numeroso com 6.512 espécies, seguido pelas Serpentes com 3.709 e, por último, por “Amphisbaenia” com 196 espécies (UETZ, 2010; UETZ; HOSEK, 2018). Conrad (2008) sugeriu que a história evolutiva dos Squamata abrangeria cerca de 210 milhões de anos de história, com início em no limite Triássico-Jurássico. Recentemente, após *Megachirella wachtleri*, de idade anisiana, ter sido referido como o Squamata mais antigo (SIMÕES *et al.* 2018), o passado dos escamados vai mais longe do que sugerido por Conrad (2008), encontrando-se a origem do grupo, pelo menos no limite entre Eotriássico e Mesotriássico. No entanto, foi no Cretáceo que o grupo começou a ter realmente uma grande diversidade (EVANS, 2003; EVANS; JONES, 2010), ou, ao menos, foi quando esta passou a ser evidenciada através do registro fóssil.

Camp (1923) foi dos primeiros que realizam uma análise anatômica usando *taxa* recentes e fósseis para identificar as famílias dentro de Squamata. O autor construiu uma espécie de árvore onde mostrou as relações dos diferentes agrupamentos propostos (Figura 28). Várias das famílias reconhecidas por Camp (1923) seguem sendo suportadas hoje pelas novas análises filogenéticas (CONRAD, 2008).

Assim como já foi comentado para Rhynchocephalia, nos anos 1980, também houve uma efervescência na produção de análises cladísticas baseadas em dados morfológicos (e inclusive com adição de material fóssil) que tinham como objetivo estabelecer as relações filogenéticas de Lepidosauria com especial ênfase no grupo Squamata (e.g., ESTES; DE QUEIROZ; GAUTHIER, 1988; Figura 29).

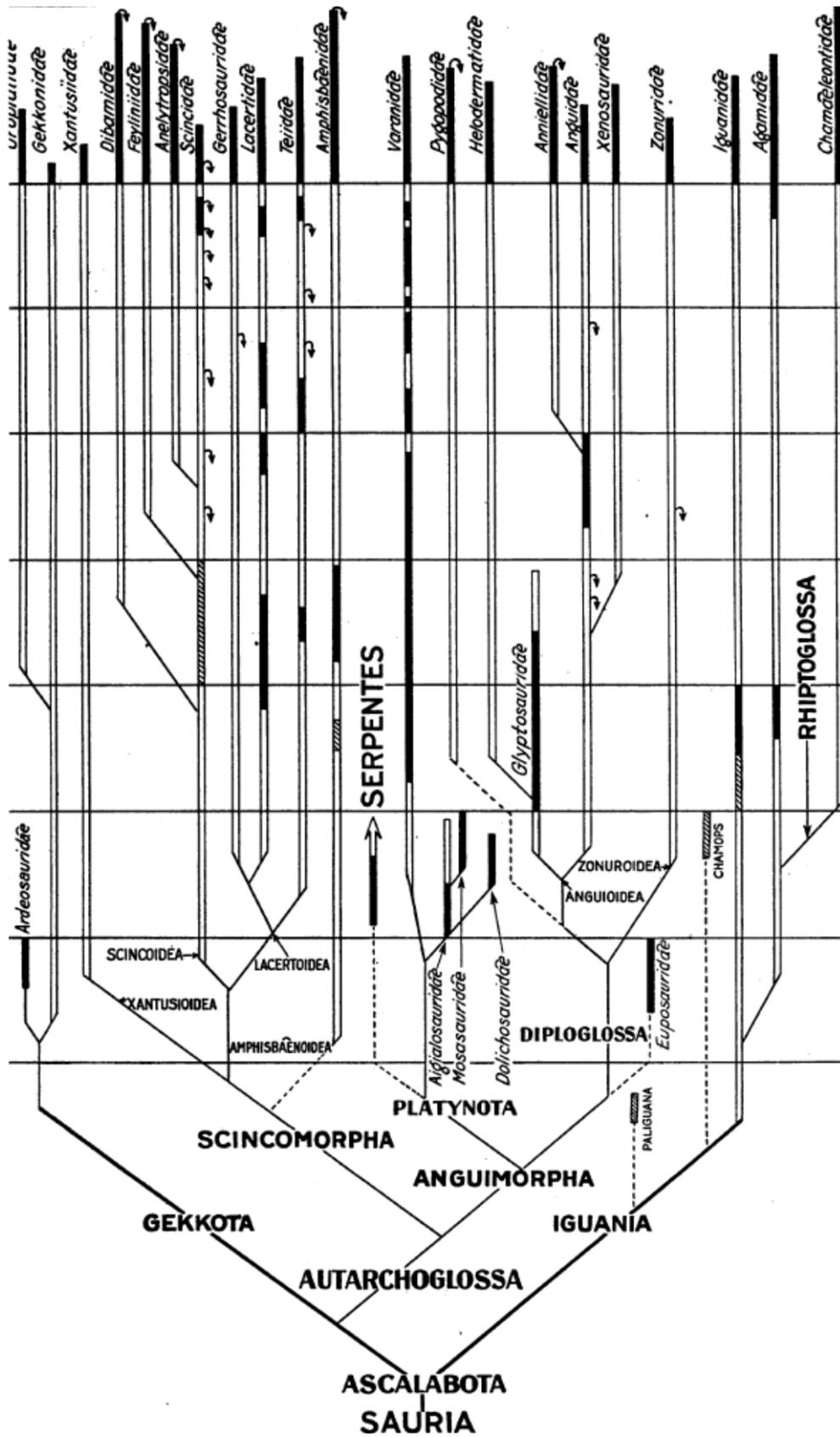
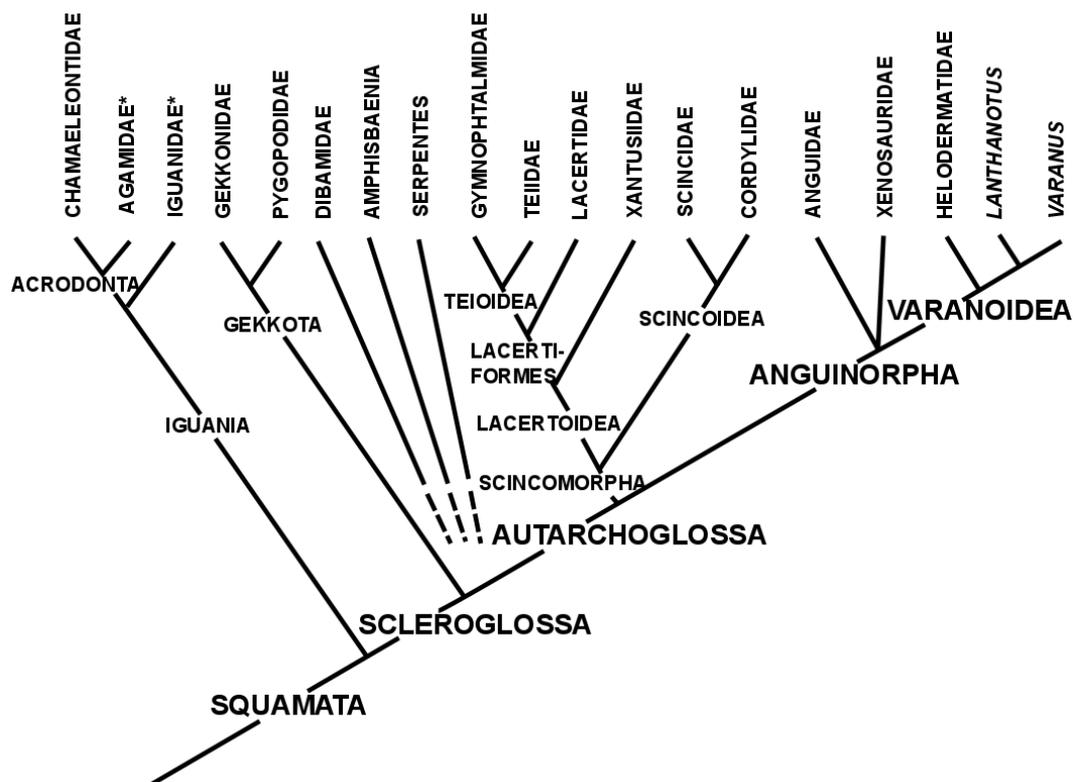


Figura 28. Relações dentro de Squamata segundo Camp (1923). Retirado de Camp (1923).

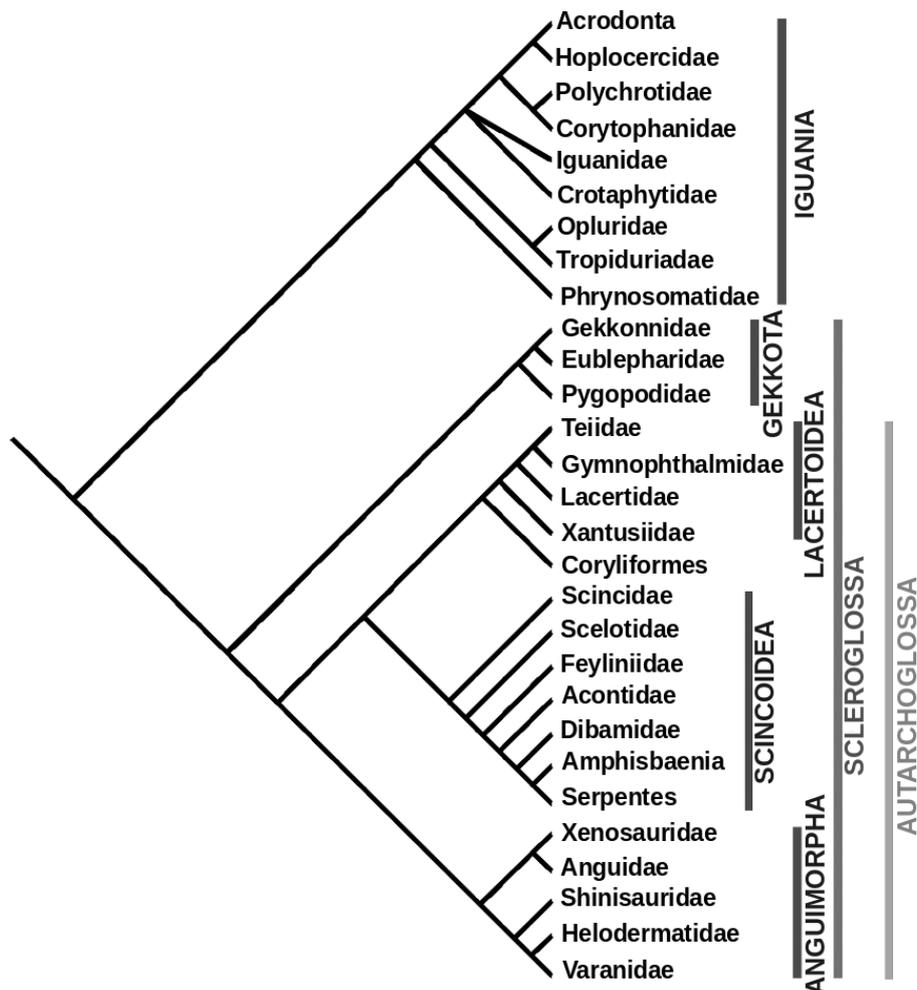


**Figura 29.** Cladograma de Estes, De Queiroz e Gauthier (1988) com a hipótese das relações filogenéticas dentro do clado Squamata. Retirado e modificado de Estes, De Queiroz e Gauthier (1988).

No trabalho de Estes, De Queiroz e Gauthier (1988), embora só fossem analisados "lagartos", eles levantaram a hipótese de que também Serpentes e Amphibaenia seriam partes de Squamata. Os autores definem Squamata como o grupo monofilético que reúne o ancestral-comum mais recente de Iguania e Scleroglossa e todos seus descendentes. Estes, De Queiroz e Gauthier (1988) definiram dois grandes grupos dentro de Squamata: Iguania Cuvier, 1817 (incluindo os Acrodonta Cope, 1864 e os Iguanidae Gray, 1827) e Scleroglossa (táxon cunhado por eles, para incluir todos os Squamata que não são Iguania, sendo este dividido em dois grandes grupos, Gekkota Cuvier, 1817 e Autarchoglossa Wagler, 1830). Embora a relação de Serpentes, Amphisbaenia e Dibamidae dentro de Scleroglossa seja problemática, eles se mantiveram dentro deste grupo (ESTES; DE QUEIROZ; GAUTHIER, 1988). Esta primeira dicotomia dentro de Squamata é considerada por vários autores como um fato (EVANS, 2003) (Figura 29), principalmente pelos autores que trabalham com dados morfológicos.

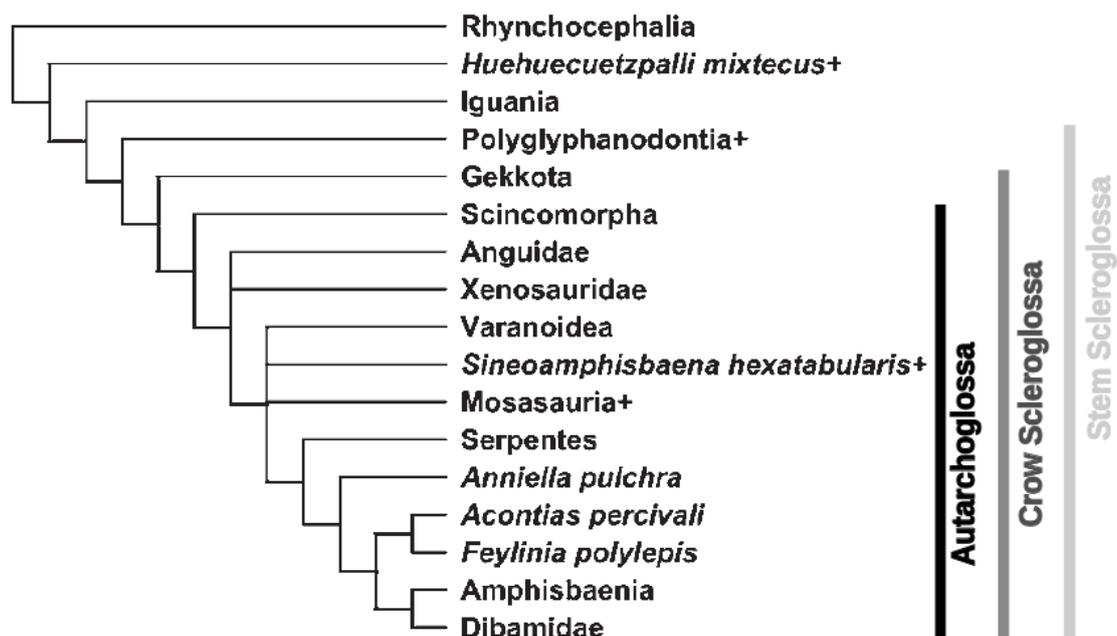
Com o avanço de novas tecnologias, na última década do século XX e no início do século XXI, teve lugar uma alta produção de trabalhos com o mesmo objetivo, elucidar as relações filogenéticas dentro de Squamata. Mas, desta vez, as análises cladísticas tinham como base os dados moleculares (e.g., Townsend *et al.*, (2004 *apud* CONRAND 2008); VIDAL; HEDGES, 2005). Concomitante a isso, as análises baseadas em caracteres morfológicos, incluindo materiais fósseis, tiveram continuidade como são os trabalhos de Conrad (2008), de Gauthier *et al.* (2012).

Conrad (2008) obteve uma árvore “resumida” (ao omitir os *taxa* extintos) (Figura 30) cuja estrutura básica é muito similar ao que Estes, De Queiroz e Gauthier (1988) obtiveram (Figura 29), confirmando a monofilia dos clados Scleroglossa (contemplando somente Squamata atuais sem incluir Iguania), Scincomorpha, Lacertoidea, Scinocidea, Anguimorpha, Carusioidea, Platynota, e Varanoidea. Conrad (2008), também confirmou as sete maiores radiações entre os grupos conhecidos de escamados (Iguania, Gekkota, Lacertoidea, Scincoide, Anguimorpha, Amphisbaenia e Serpentes), ainda que alguns grupos fósseis enfrentem uma difícil colocação dentro de qualquer destes grupos. Apesar da monofilia de Iguania, definida por Estes, De Queiroz e Gauthier (1998), ser universalmente aceita, a análise de Conrad (2008) mostra que as relações dentro deste clado ainda são problemáticas.



**Figura 30.** Hipótese filogenética de Conrad (2008), baseada em dados morfológicos, posicionando os maiores clados de Squamata atuais. Retirado e modificado de Conrad (2008).

Gauthier *et al.* (2012) também confirmaram a divergência basal entre Iguania-Scleroglossa e uma relação de grupos-irmãos entre Gekkota e Autarchoglossa, assim como a divergência entre Anguinae (Anguimorpha) e Scincomorpha (Figura 31). Os autores também fazem questão de mencionar que, independentemente de já se ter uma melhor base de dados morfológicos, estes não sustentam as topologias obtidas através de dados moleculares (GAUTHIER *et al.*, 2012).



**Figura 31.** Uns dos cladogramas de Gauthier *et al.* (2012), resultado da análise não ordenada, onde são mostradas as relações dentro de Squamata. Retirado de Gauthier *et al.* (2012).

Apesar das filogenias mais recentes baseadas em dados morfológicos serem topologicamente muito similares à do trabalho de Estes, De Queiroz e Gauthier (1988), quando se compara os resultados obtidos nestas filogenias com as filogenias baseadas em dados moleculares, geralmente elas se mostram discordantes (ver Figura 20). Os impasses residem basicamente na posição dos Iguania (iguanas, anoles, camaleões, e os grupos relacionados com eles); na posição das Serpentes e de outros *taxa* “sem membros” e/ou fossoriais; e na existência ou não do clado Toxicofera (que reúne Iguania, Anguimorpha e Serpentes) (GAUTHIER *et al.*, 2012; REEDER *et al.*, 2015; PYRON; BURBRINK, WIENS, 2013; PYRON 2016) (Figura 32).

Geralmente nas análises morfológicas, Iguania se posiciona na base da árvore, sugerindo uma divergência inicial entre Iguania e Scleroglossa (onde estão agrupados os demais Squamata recentes); não obstante, nas análises moleculares este clado fica dentro de Toxicofera, junto com as Serpentes e Anguimorpha (GAUTHIER *et al.*, 2012; McMAHAN *et al.*, 2015; PYRON; BURBRINK, WIENS, 2013, PYRON, 2016). Nas análises moleculares o grupo que aparece na base dos cladogramas é Dibamidae (Figura 32), o qual

sempre aparece junto com Gekkota, (CONRAD, 2008; GAUHTIER *et al.*, 2012; REEDER *et al.*, 2015, McMAHAN *et al.*, 2015; PYRON; BURBRINK, WIENS, 2013, PYORN 2016), grupo este que nas análises morfológicas também aparece próximo da base das árvores (CONRAD, 2008).

As maiores críticas feitas para as análises morfométricas é decorrente das homoplasias (convergências) entre diferentes grupos, o que afeta principalmente dois grupos. Por um lado, os grupos serpentes, anfisbenas e dibamidos, já que neles aconteceu a perda dos membros e eles compartilham hábitos fossoriais e/ou escavadores. Isso leva a hipóteses filogenéticas onde os três grupos ficam próximos ou, mesmo, formando um grupo denominado por alguns autores como “Kripteia” (e.g., Lee, (1998 *apud* ATKINS; FRANZ-ODENDAAL, 2016), Kearney, (2003; *apud* ATKINS; FRANZ-ODENDAAL, 2016)). No entanto os próprios autores das referidas análises morfológicas acenam que este resultado seja produto de uma série de homoplasias relacionadas ao estilo de vida fossorial, além de estatisticamente, Kripteia tem um suporte fraco (GAUTHIER *et al.*, ATKINS; FRANZ-ODENDAAL, 2016). Em relação à posição do clado Iguania, características morfológicas relacionadas com o hábito alimentar, que são similares às de *Sphenodon* é que estariam puxando Iguania para a base da árvore de Squamata (REEDER *et al.*, 2015; PIRYON 2016), próximo ao *split* com Rhynchocephalia.

Em relação aos dados moleculares, McMahan *et al.* (2015) observam que nos últimos anos há uma tendência por parte dos autores a assumir que os dados moleculares são mais fidedignos que os dados morfológicos. Defendem explicitamente a abordagem sem pressupostos *a priori* de um tipo de dado sobre outro (morfológico *versus* molecular E, finalmente, alguns autores percebem e coincidem a respeito dos dados morfológicos, de que estes carregam um sinal evolutivo forte (McMAHAN *et al.*, 2015; PYRON 2016) e recomendam não descartar estes dados *a priori*.

É importante ressaltar que também existem importantes congruências nas análises de ambos as “escolas”, como são a monofilia da maioria dos níveis taxonômicos mais altos dos *taxa* atuais, assim como a congruência com respeito a sua composição e suas relativas relações dentro de Gekkota,

Scincoidea, Lacertoidea (excluindo Amphisbaenia), Anguimorpha e Serpentes (PYRON 2016). Pyron (2016) aponta que entender melhor os mecanismos de convergência que geram as discordâncias em Squamata, ajudaria a compreender melhor sua história evolutiva: será que houve uma convergência adaptativa molecular (Iguania inclusa em Toxicofera), ou houve um episódio massivo de convergência morfológica (divergência basal de Iguania). Finalmente, também menciona a importância de calibrar temporalmente as matrizes com ajuda dos dados estratigráficos, já que isso diminui a quantidade de topologias possíveis.

Com o intuito de esclarecer as incongruências, nos últimos anos tem se desenvolvido análises únicas com a integração de caracteres moleculares e morfológicos, assim como estudos comparativos entre as análises moleculares, as morfológicas e as mistas, muitas vezes com o uso de fósseis na calibração das idades (*e.g.*, REDER *et al.*, 2015; MCMAHAN *et al.*, 2015; SIMÕES *et al.*, 2018) (Figura 32). Na maioria destas análises, os autores se inclinam pelas hipóteses (morfológicas ou mistas) que são mais congruentes com as análises moleculares. Dentre estas análises cabe destacar a de Simões *et al.* (2018), feita unicamente com dados morfológicos (abrangendo 129 *taxa* e 347 caracteres) (Figura 33) e que recupera uma topologia congruente com as análises meramente moleculares, e com as análises mistas incluindo as que eles mesmo fizeram nesse estudo (Figura 34). Os resultados mostrados pelos referidos autores mostram que a primeira divisão na evolução inicial do grupo se dá entre os geckos e os demais Squamata, e que os iguania se encontram em posições próximas às serpentes ou teídeos. Simões *et al.* (2018) comentam que, provavelmente, isso seja um reflexo de sua amostragem diferencial ao contemplar um número grande de *taxa* que não estão dentro do grupo Squamata e inclusive fora de Lepidosauromorpha, e, portanto, isso afetaria os parâmetros da polarização dos caracteres e da distância entre os ramos, assim como a os critérios estritos para a construção dos caracteres morfológicos usados por eles.

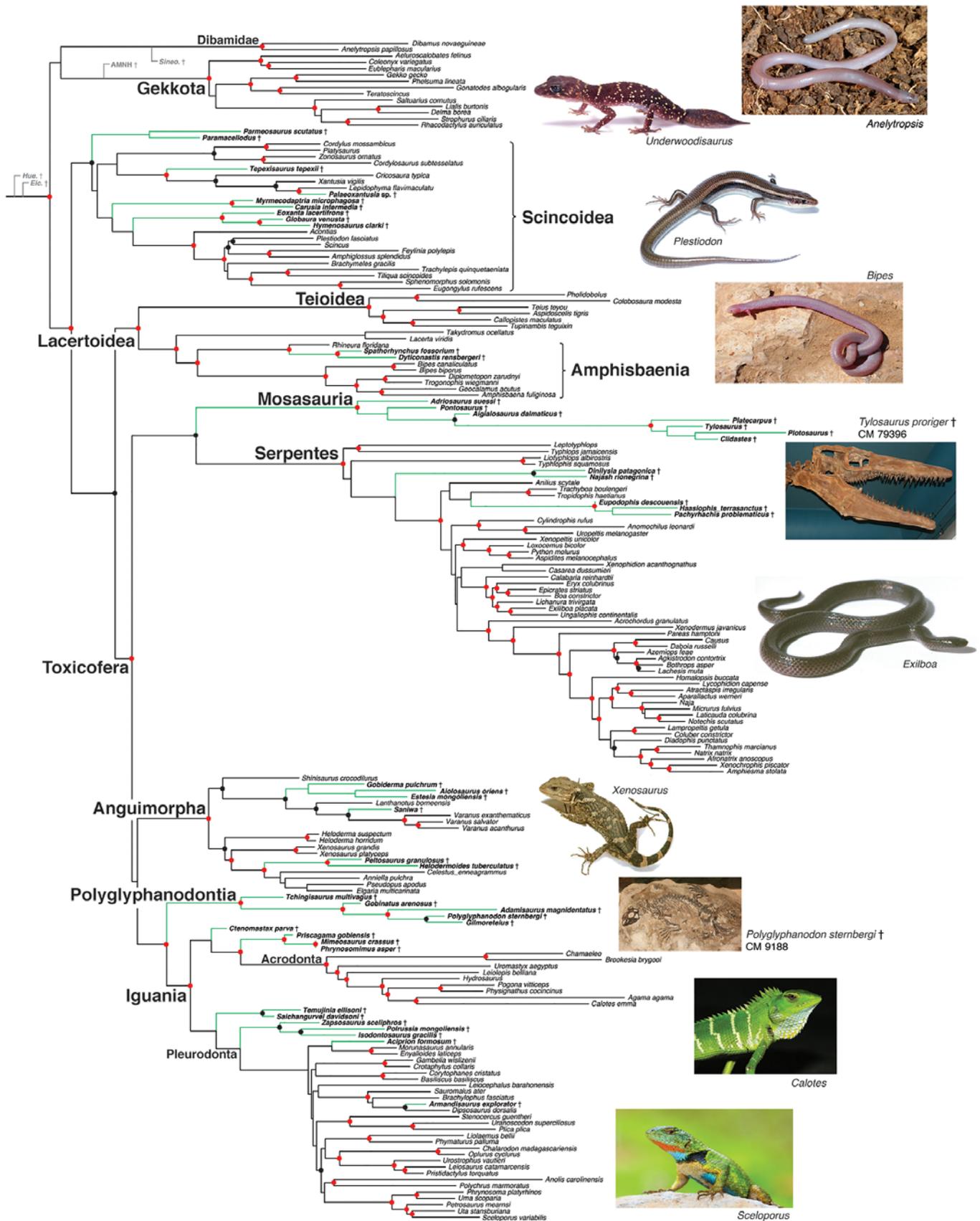
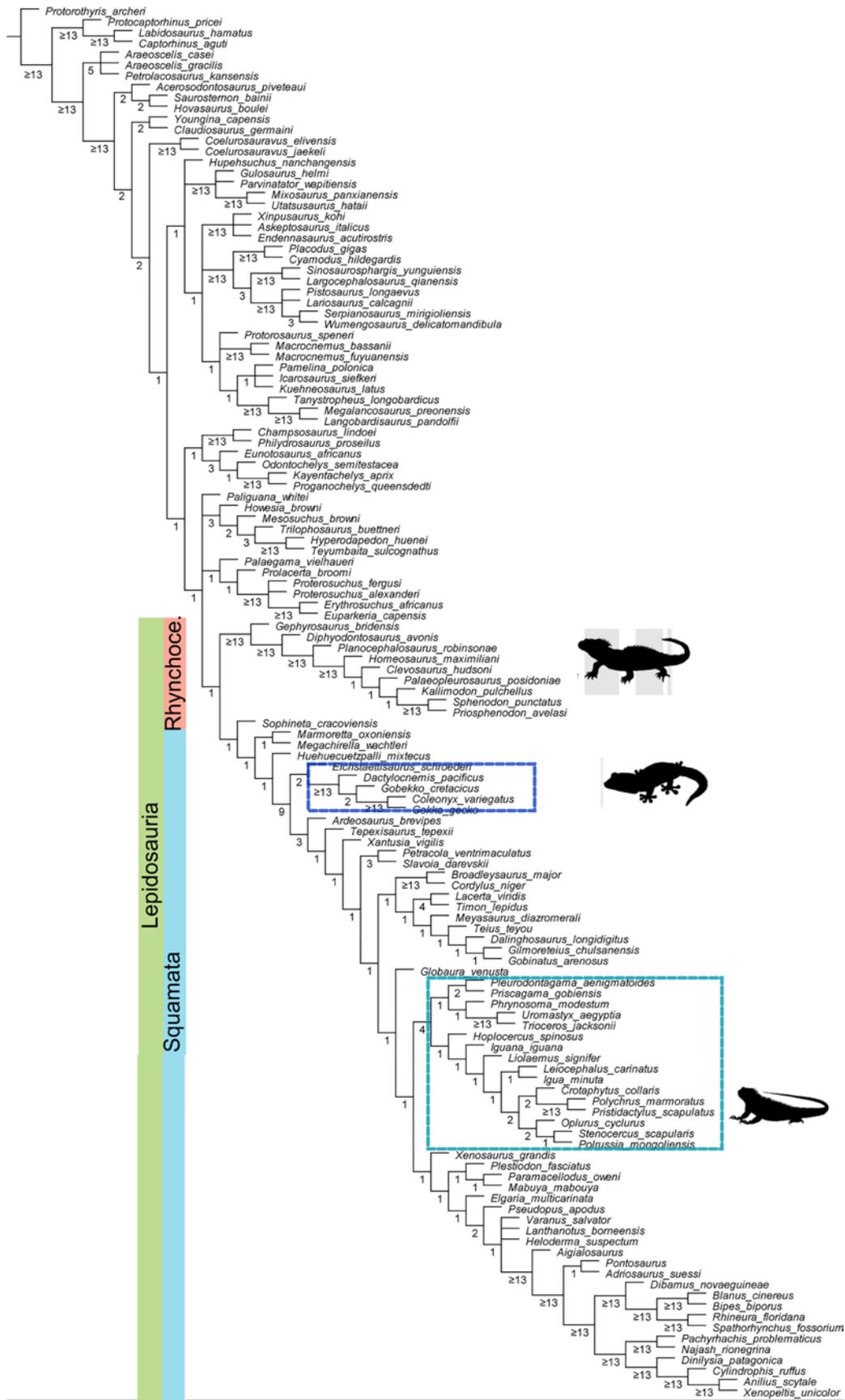
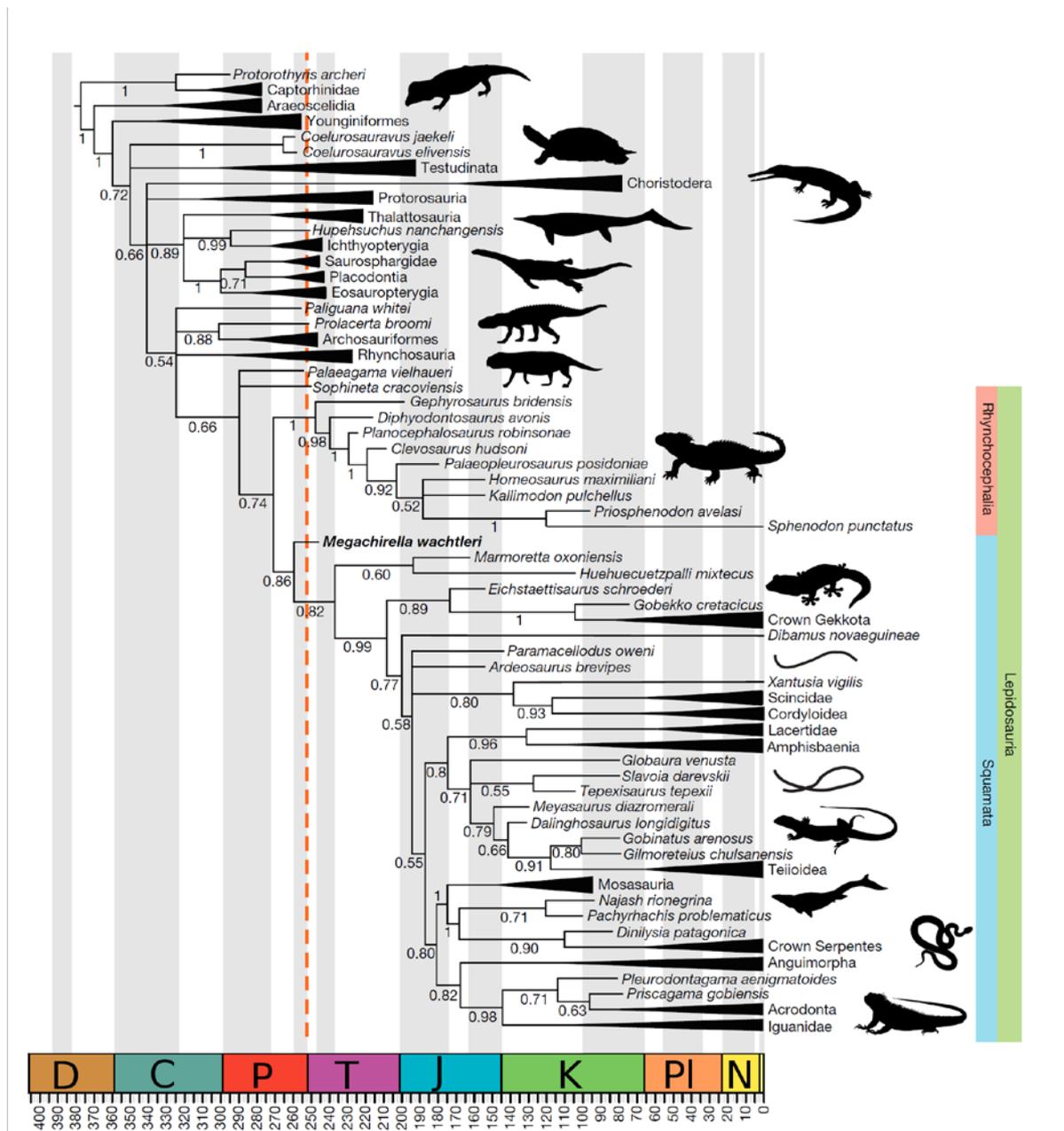


Figura 32. Cladograma resultante apresentando a filogenia de Squamata estimada com base em dados morfológicos e moleculares. Retirado de Reeder et al. (2015).



**Figura 33.** Cladograma resultante apresentando a filogenia de Squamata, usando dados meramente morfológicos e feita uma análises de parcimônia. Retirado e modificao de Simões *et al.*, (2018)



**Figura 34.** Cladograma resultante apresentando a filogenia de Squamata, Com dados mistos, usando Análise de infrença Bayesiana. **D**; Devónico; **C**; Carbónico; **P**; Pérmico, **T**, Triássico **J**; Jurássico, **K**; Cretácico. **PI**;Paleogénico, **N**; Neogénico Retirado e modificao de Simões *et al.*, (2018)

Assim os resultados de Simões *et al.* (2018) parecem estar apontando para a hipótese de que ou houve um episódio massivo de convergência morfológica nos Squamata, ou, como já mencionado, que a ramificação entre Iguania e os outros Squamata, obtida na maioria das análises morfológicas, se deva ao uso dos rincocefálios como grupo-externo, os quais guardam similaridades morfológicas com Iguania relacionadas ao hábito alimentar, provocando a polarização dos caracteres em comum dos dois taxa como

caracteres plesiomorficos. Assim, ao introduzir uma amostragem mais ampla de *taxa* fósseis como fizeram Simões *et al.* (2018), a polarização dos caracteres ocorreu de forma diferente.

Com o exposto, vemos que muitas vezes as diferenças entre as análises vêm através de diversos fatores (alguns já assinalados por McMahan *et al.*, 2015) como a forma de se obter os dados “crus”; o grupo-externo escolhido; número e tipos de caracteres/genes inclusos; o método de análise escolhido; os organismos fósseis e os recentes utilizados; como são codificados os caracteres; a quantidade de *taxa* usados como grupo-externo; assim como a completude do material fóssil usado, pois, às vezes, ao ser incompleto pode gerar uma maior quantidade de *missing data* o que facilita que os *taxa* se comportem como um *rouge taxón*.

#### 4.2.3. Diagnose de Lepidosauromorpha.

Aqui serão apresentadas as sinapomorfias de crânio e pós-crânio que diagnosticam os Lepidosauromorpha, muitas delas ainda presentes em Rhynchocephalia e Squamata. A ausência, na literatura, de ilustrações (desenhos, fotografias) destas feições em *taxa* fósseis de Lepidosauromorpha impede que estas sejam retratadas aqui. Assim, a opção foi por apresentá-las nas figuras 35 a 39, utilizando exemplos dentro de Squamata ou Rhynchocephalia.

Para enumerar as sinapomorfias para Lepidosauromorpha<sup>7</sup>, mais comuns nas diferentes hipóteses de relações filogenéticas nos basearemos em Gauthier, Estes e De Queiroz (1988)<sup>8</sup>; e complementando também com Laurin (1991) e Benton, (2005):

- Proeminente entalhe lateral do quadrado<sup>9</sup>, para suporte do tímpano. (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; LAURIN, 1991; BENTON,

<sup>7</sup> São enumeradas aqui as características mencionadas pelo menos por dois dos três autores.

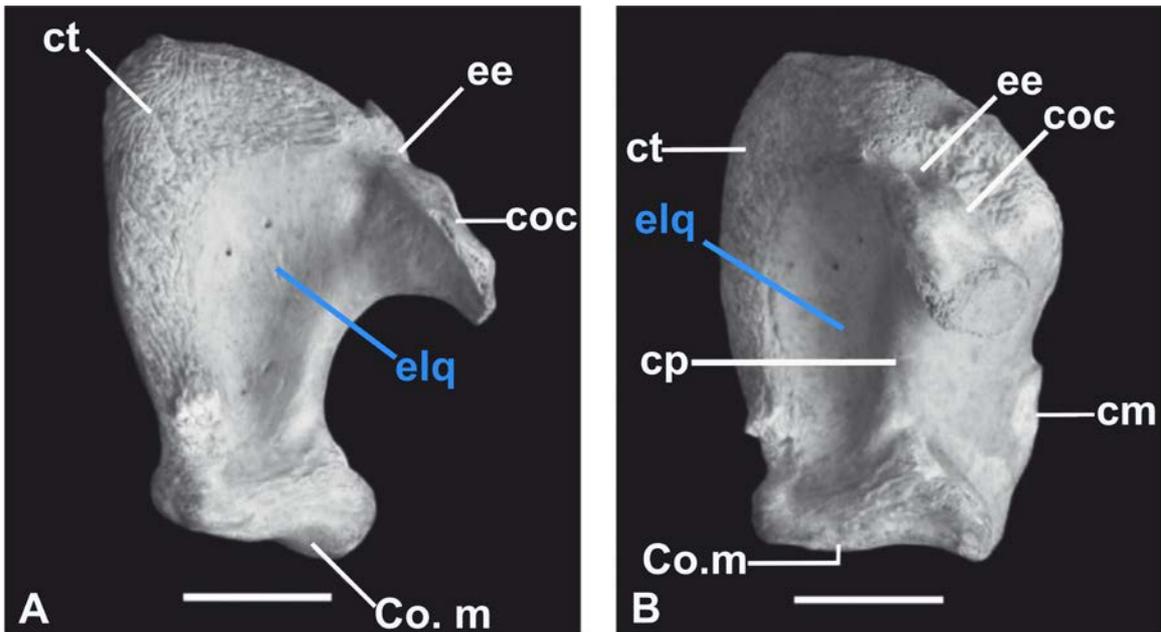
<sup>8</sup> A maioria das características referidas aqui na diagnose de Lepidosauromorpha inicialmente foram propostas por Gauthier, Estes e De Queiroz (1988) para Lepidosauriformes.

<sup>9</sup> “Entalhe lateral do quadrado” limitado ântero-dorsalmente pela crista timpânica; (tradução minha para *lateral notch on quadrate* em ausência de um conseso na tradução para a língua portuguesa).

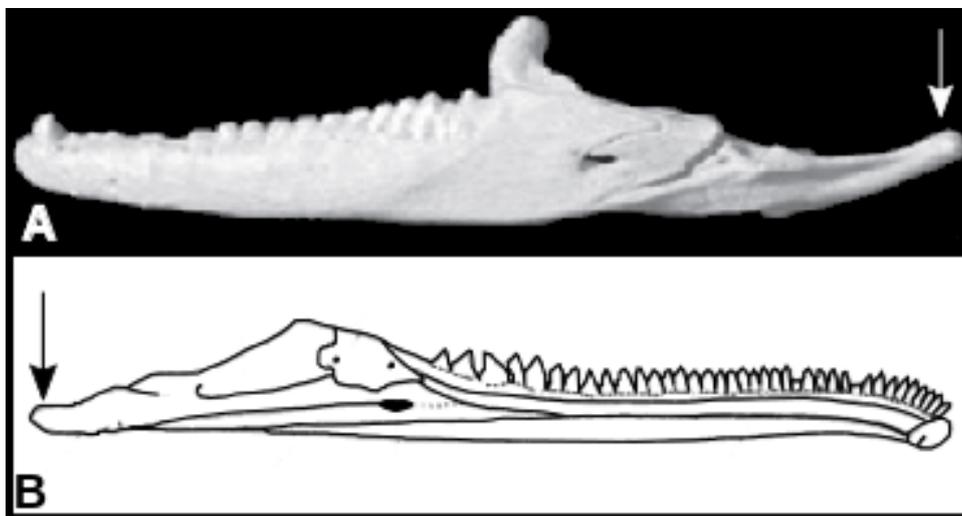
2005) (Figura 35);

- Processo retroarticular do pré-articular proeminente (formado só por este osso) (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; LAURIN, 1991; BENTON, 2005) (Figura 36);
- Articulação do tornozelo “lepidosauriforme”: o quarto tarsal distal apresenta um processo ventromedial que se por baixo do astrágalo, medialmente à articulação do calcâneo com o quarto tarsal distal (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; LAURIN, 1991);
- Ausência do pós-parietal (LAURIN, 1999; BENTON, 2005);
- Exposição lateral do angular estreita (LAURIN, 1991; BENTON, 2005);
- Forame ectepicondilar no úmero presente (LAURIN, 1991; BENTON, 2005) (Figura 37)
- Interclavícula grácil, com um processo lateral delgado (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; LAURIN, 1991; BENTON, 2005) (Figura 38);
- Fenestra tiroide, na cintura pélvica (entre o púbis e o ísquio) (LAURIN, 1991; BENTON, 2005) (Figura 39).

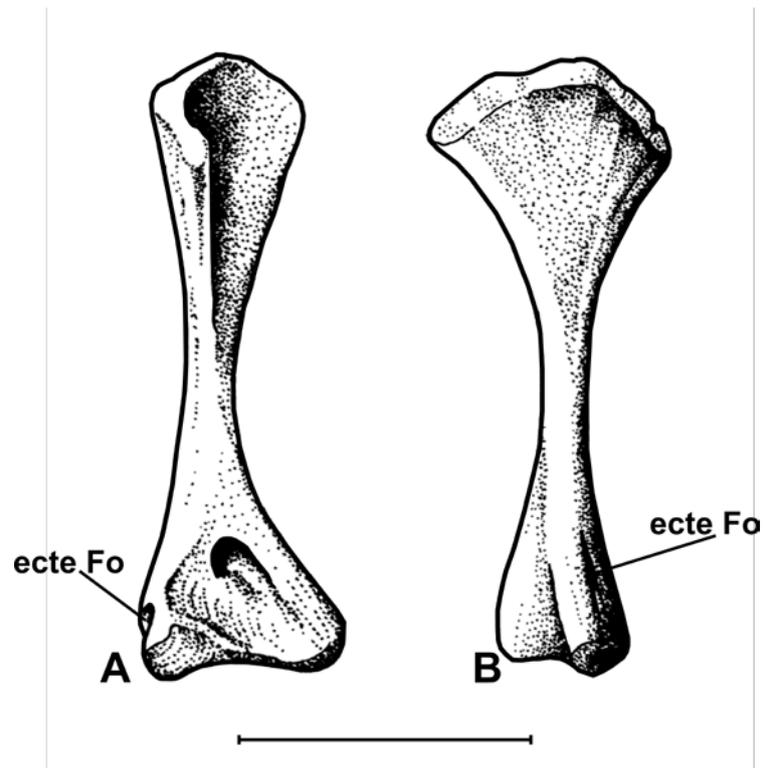
Algumas características, como a perda do tabular, a redução em tamanho do pós-parietal e a presença do quinto metatarsal em forma de gancho podem ser diagnósticas também para o grupo Diapsida (LAURIN, 1991; JOYCE; WERNEBURG, LYSON, 2013). Porém, no caso do quinto metatarsal em forma de gancho, os Lepidosauromorpha apresentam algumas características particulares que os diferenciam dos Archosauromorpha. No caso de Lepidosauria estas diferenças são ainda mais marcadas; a forma de gancho do quinto metatarsal é consequência de dois planos de dobramento, o que permite a rotação posterior do pé de modo análogo ao calcanhar dos mamíferos, como será exposto mais adiante (EVANS 2003).



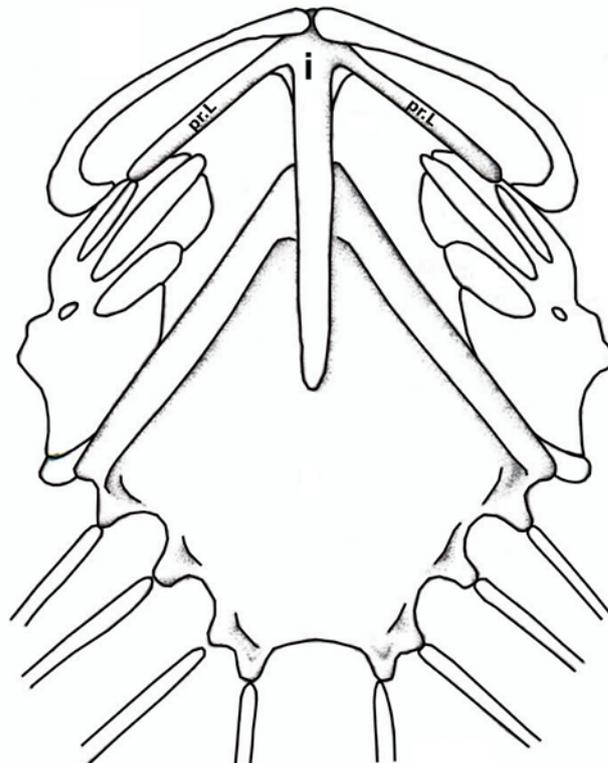
**Figura 35.** Quadrado esquerdo de *Tupinambis* sp. **A**, vista lateral. **B**, vista posterior. Escala: 5mm. ). **Abreviações:** coc: côndilo cefálico; cm: crista medial; Co.m: côndilo mandibular; cp: crista posterior; ct: crista timpânica; ee: entalhe esquelomoso; elq: entalhe lateral do quadrado. Retirado e modificado de Camolez e Zaher (2010).



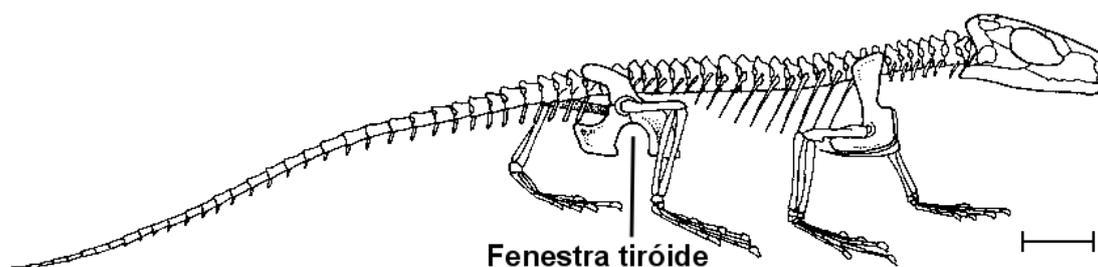
**Figura 36.** Processo retroarticular. **A**, Mandíbula direita de *Agama agama*, em vista lateral. Retirado e modificado de Gauthier *et al.* (2012). **B**, Reconstrução da mandíbula direita de *Gephyrosaurus bridensis* em vista medial. Sem escala. Retirado e modificado de Evans (1980).



**Figura 37.** Úmero direito de *Clevosaurus hudsoni*. A, vista ventral; B, vista anterior. ). **Abreviações:** ecte Fo; forame ectepicondilar. Escala 1cm. Retirado e modificado de Fraser (1988).



**Figura 38.** Cintura escapular de *Liolaemus occipitalis*, vista ventral. **Abreviações:** i; Interclavícula; pr.L; processo lateral. Retirado e modificado de Keller e Krause (1986).



**Figura 39.** Reconstrução de *Planocephalosaurus*. Escala 10mm. Retirado e modificado de Benton (2005).

#### 4.2.4. Diagnose de Lepidosauria

A seguir, são listadas sinapomorfias de Lepidosauria que são potencialmente acessíveis no registro fóssil e que foram propostas, em sua maioria, no trabalho de Gauthier, Estes, De Queiroz (1988), sendo revisadas posteriormente em outros trabalhos como Rippel (1994)<sup>10</sup>, Evans (2003) e Benton (2005):

- Lacrimal reduzido (Figura 40) ou ausente (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; BENTON, 2005);
- Astrágalo e calcâneo fusionados (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; EVANS, 2003; BENTON, 2005) (Figura 41);
- Perda dos tarsais distais 1 e 5 (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; BENTON 2005; EVANS 2003<sup>11</sup>) (Figura 41);
- Metatarsal 5 dobrado em dois planos (em forma de gancho) e articulado com o tarsal distal 4, o qual é alongado (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; RIPPEL 1994; BENTON, 2005; EVANS, 2003) (Figura 41);
- O astrágalo-calcâneo está em contato com o metatarsal 1 (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; EVANS, 2003) (Figura 41);

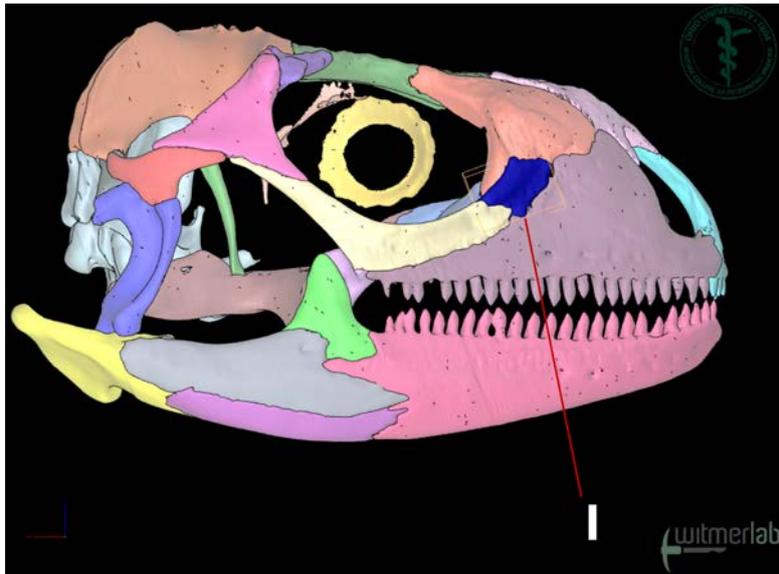
<sup>10</sup> Rippel só faz referência àquelas características que ajudam a identificar ossos isolados.

<sup>11</sup> Evans (2003) só faz menção ao tarsal 5.

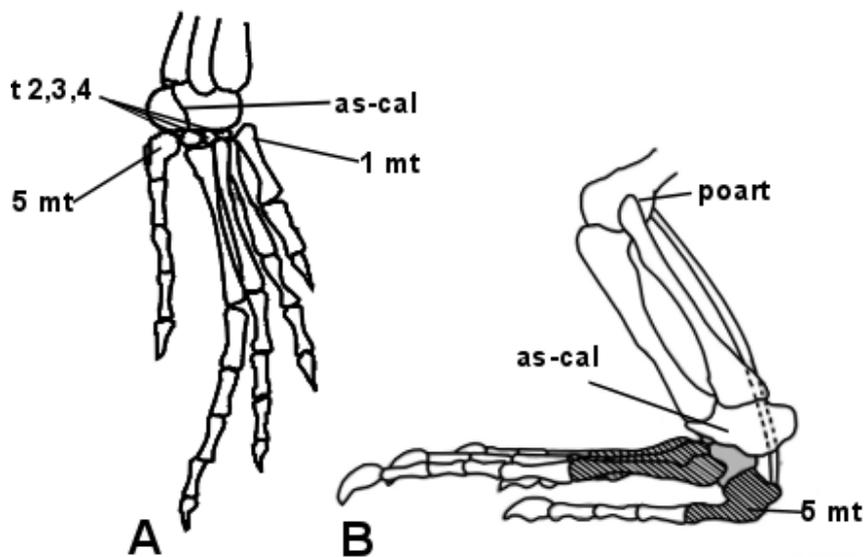
- Porção óssea da articulação do joelho, formada pela epífise proximal da fíbula que se articula lateralmente com o côndilo do fêmur em uma cavidade distal (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; RIPPEL, 1994; EVANS, 2003) (Figura 41 B);
- Autotomia caudal (presença de planos de fraturas nas vértebras caudais) (Figura 42) (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; RIPPEL, 1994; EVANS, 2003);
- Côndilo<sup>12</sup> mandibular formado somente pelo osso articular (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; RIPPEL, 1994) (Figura 43);
- Forame ectepicondilar completo no adulto (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; RIPPEL, 1994);
- Elementos da cintura pélvica fusionados no adulto. O ílio apresenta um flange púbico e o púbis tem uma projeção anteromedial voltada lateralmente (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; RIPPEL, 1994).
- Centros de ossificação separados nas epífises dos ossos dos membros (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; EVANS, 2003);
- Dois grandes tipos de implantação dentária: pleurodonte e acrodonte (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; EVANS, 2003). Em relação à dentição a continuação serão feitas breves comentários.

---

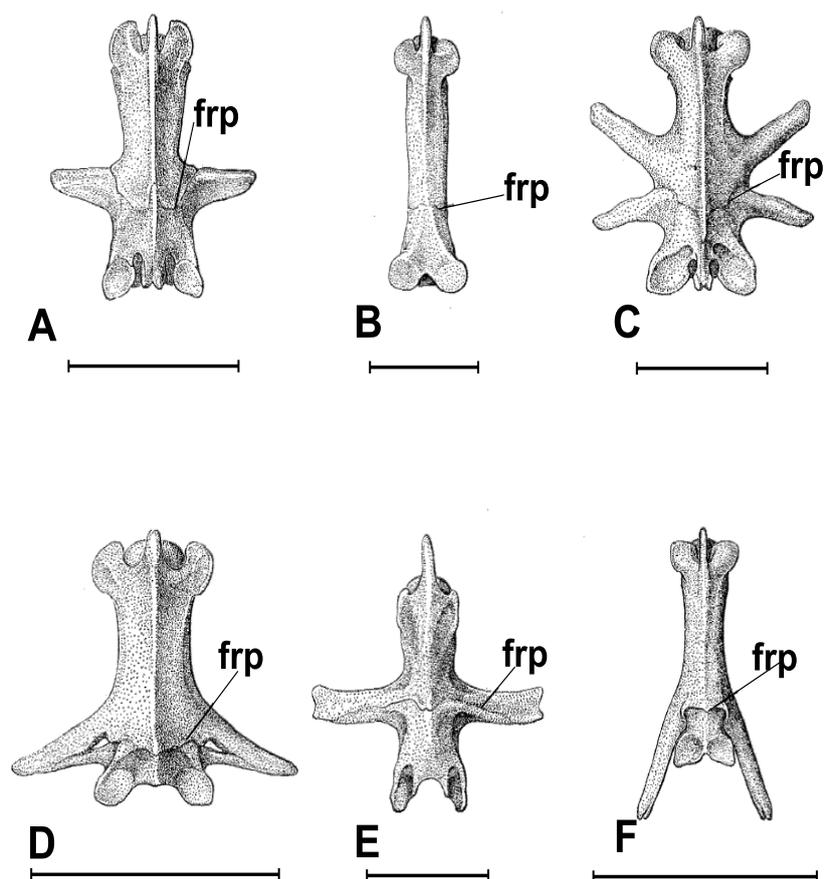
<sup>12</sup> Em Gauthier *et al.* (2012), depois de “Condyle mandibular” entre parênteses esta escrito “Glenoid”, e em Barberena (1976) a mesma estrutura está referida como “Côndilo articular”. Em Evans (2008) o nome de “Mandibular condyle” pertence a uma estrutura do quadrado.



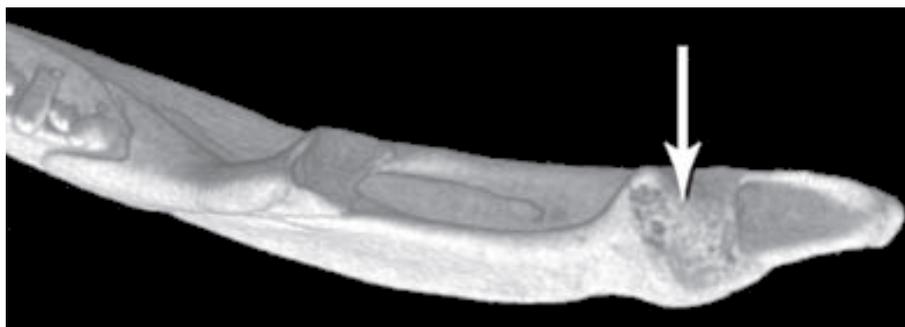
**Figura 40.** Crânio de *Iguania iguania* onde está destacado o lacrimal. ). **Abreviações:** l; lacrimal. Retirado e modificado de WitmerLab\_VisInt-Iguana. [http://www.ohio.edu/people/witmerl/3D\\_iguana.htm](http://www.ohio.edu/people/witmerl/3D_iguana.htm). Acesso 18 Oct. 2016



**Figura 41.** **A,** Porção distal do membro posterior esquerdo de *Homoeosaurus*, retirado e modificado de Benton (2005). **B,** Diagrama onde se observa a postura funcional do quinto metatarsal em *Varanus*, retirado e modificado de Lee (1997). **Abreviações:** as-cal; astrágalo e calcâneo fusionados, 1 mt; primeiro metatarsal, 5 mt; quinto metatarsal, t; tarsal, poart; porção ossea da articulação do joelho.



**Figura 42.** Seis tipos diferentes de vértebras caudais em vista dorsal, onde se observa o plano de fratura. **A**, *Sceloporus magister*; **B**, *Basiliscus vittatus*; **C**, *Dipsosaurus dorsalis*; **D**, *Ophisaurus ventralis*; **E**, *Eumeces fasciatus*, e **F**, *Anolis sagrei*. **Abreviações**, frp, plano de fratura. Escala 0,5 cm. Retirado e modificado de Etheridge (1967).



**Figura 43.** Detalhe do articular em vista dorsal de *Lacerta viridis*. A seta assinala o côndilo mandibular (glenoide). Retirado e modificado de Gauthier *et al.* (2012).

Os trabalhos que usamos para enumerar as sinapomorfias de Lepidosauromorpha e Lepidosauria datam, em sua maioria, do fim do século XX. No decorrer do século XXI têm acontecido novos e importantes achados

fósseis, a inclusão destes *taxa* em análises filogenéticas, o aumento de trabalhos com dados mistos (morfológicos e moleculares), e revisões de alguns *taxa*. Tudo isso, em conjunto, tem resultado em algumas mudanças dentro das topologias resultantes das análises filogenéticas, ocasionando que as sinapomorfias que diagnosticam determinado táxon, em alguns casos, mudem. Por outro lado, algumas hipóteses sobre as relações filogenéticas dentro de Lepidosauromorpha e Lepidosauria foram fortalecidas, em conjunto com as características que são ou não referidas como sinapomorfias para os diferentes clados. Por exemplo, tanto na análise de Simões *et al.* (2018), como na de Schoch e Sues (2018), unicamente uma sinapomorfia das anteriormente numeradas para Lepidosauromorpha foi recuperada, que é a presença do forame ectepicondilar no úmero. No caso de Lepidosauria observamos que Simões *et al.* (2018) unicamente recuperam três sinapomorfias anteriormente mencionadas que são: 1) Frontais fusionados; 2) Presença do septo autotômico; 3) ílio como um processo púbico anterior. Destas três sinapomorfias as duas últimas foram reconhecidas também por outros autores (*e.g.* GUATHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; RIPPEL, 1994). Já a fusão dos frontais poderá estar relacionada com a tendência dentro de Lepidosauromorpha de fusão de alguns ossos craniais pares, como mais adiante será brevemente comentado.

Por tanto, é importante lembrar que ditas sinapomorfias (recuperadas nas análises) são usadas na estruturação das diagnoses dos clados, sendo características potencialmente observáveis nos fósseis. Assim a presença de alguma destas características nos ajudam a referenciar o material fóssil (por muitas vezes fragmentado) a algum clado, porém sempre é importante ter em consideração o marco de referência do qual se está partindo determinado estudo, lembrando que toda análise filogenética gera hipóteses que podem se tornar mais robustas ou no extremo oposto cair. Pois muitas vezes determinadas características usadas para um grupo como diagnóstica após novos estudos podem ser características de grupos mais inclusivos.

#### **4.2.4.1. Diagnose de Rhynchocephalia e Sphenodontia**

A seguir, serão apresentadas as sinapomorfias elencadas em diferentes análises filogenéticas que abordam o clado Rhynchocephalia.

Sinapomorfias de Rhynchocephalia por Gauthier, Estes e De Queiroz (1988):

- Pós-frontal sobreposto lateralmente pelo pós-orbital em sua parte dorsal; conferindo uma aparência subtrapezoidal ao contorno do pós-frontal, quando visto de cima (Figura 44 F e H);
- Processo pterigoide do quadrado se estende anteriormente até a tubera do basioccipital (Figura 44 A.2, E);
- Processo pós-frontal do parietal reduzido (Figura 44 F.1);
- Pós-frontal desenvolve um processo posterior, excluindo o pós-orbital do contato com o parietal (Figura 44 F e H);
- Dentário se estende posteriormente até mais da metade da distância entre o processo coronoide e o côndilo articular (Figura 44 C);
- Côndilo articular da mandíbula tão longo quanto largo (Figura 44 C.1 e D);
- Pronunciada crista ântero-posterior que divide a superfície dorsal do côndilo mandibular (Figura 44 D);
- Uma fileira alargada de dentes no palatino, em sua região lateral, paralelos ao maxilar (Figura 44 E e G);
- Palatino amplo lateralmente, restringindo a porção anterior da fenestra suborbital (Figura 44 E e G);
- Lacrimal bem reduzido e pouco exposto em vista lateral (Figura 44 B);
- Esplênial ausente.

Sinapomorfias de Rhynchocephalia por Rauhut (2012):

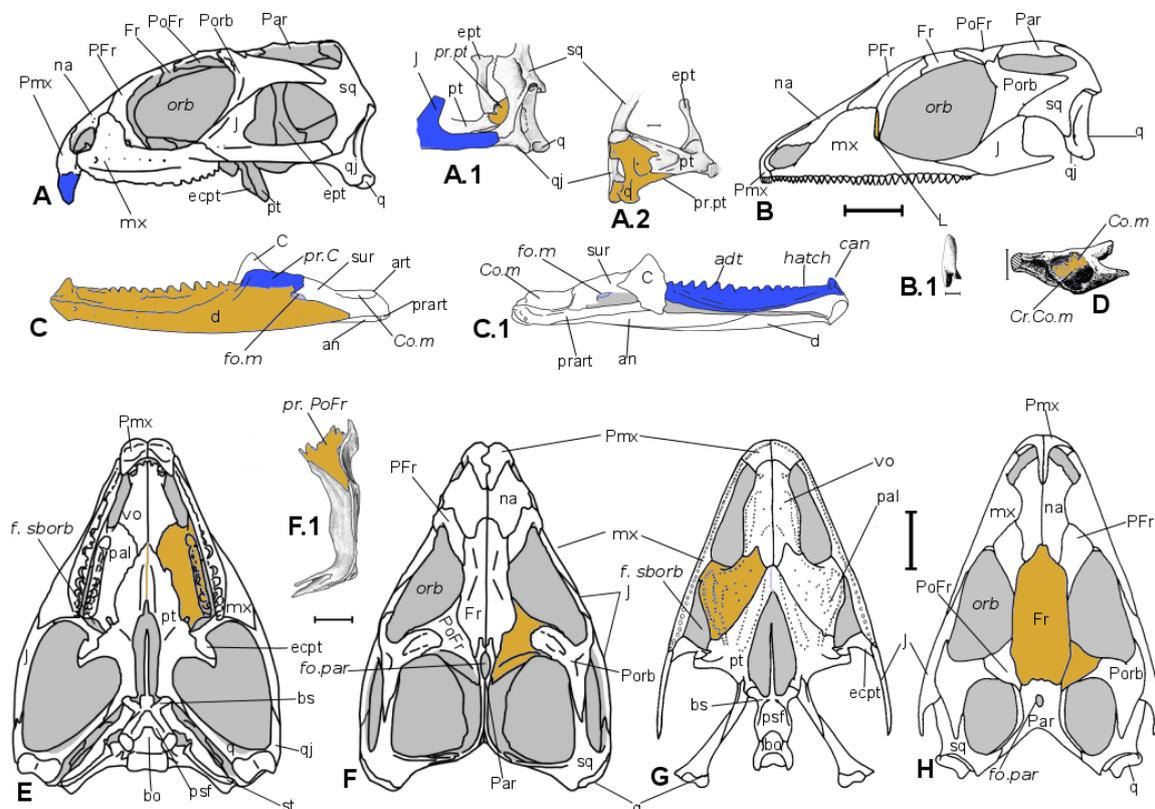
- Frontais fusionados (Figura 44 H);
- Barra temporal inferior inclinada lateralmente;
- Contato anterior dos pterigoides reduzido (Figura 44 E e G);
- Processo posterior do dentário alcança o nível da glenoide do esquamosal.

Sinapomorfias de Sphenodontia por GAUTHIER *et al.* (1988).

- Regionalização dos dentes, apresentando diferentes formas (Figura 44 C.2);
- Processo do coronoide pronunciado (Figura 44 C.1);
- Substituição dos dentes da pré-maxila nos organismos juvenis, com posterior crescimento ventral dos dentes, formando pares de “cinzéis”;
- Quatro ou cinco dentes alargados na região anterior onde termina a fileira de dentes do palatino;
- Palatino é mais alargado lateralmente que em *Gephyrosaurus*, e, em consequência a fenestra sub-orbital é reduzida (Figura 44 E e G);
- Perda do lacrimal (Figura 44 A);
- O jugal se sobrepõe lateralmente ao quadrado-jugal, e se estende posteriormente até a metade da extensão da fenestra temporal inferior (Figura 44 A e A.1);
- Contato jugal-esquamosal na margem póstero-ventral da fenestra temporal inferior;
- Quadrado estreito sem o entalhe lateral (Figura 44 A e A.2).

## Sinapomorfias de Sphenodontia por Rauhut (2012):

- Lacrimal ausente (Figura 44 A);
- Forame mandibular alongado (Figura 44 C e C.1);
- Processo do coronoide pronunciado (Figura 44 C);
- Novos dentes adicionados na região posterior da mandíbula (Figura 44 C e C.1);
- Regionalização do dentário com dentes pequenos anteriormente (Figura 44 C e C.1);
- Sete ou menos dentes pré-maxilares (Figura 44 A);
- Proeminente processo posterior na segunda vértebra sacral.



**Figura 44.** Sinapomorfias de Rhynchocephalia e Sphenodontia. Em amarelo estão destacadas algumas sinapomorfias de Rhynchocephalia, e em azul as de Sphenodontia. **A.** Crânio de

*Sphenodon* em vista lateral (comprimento ~ 60 mm). **A.1** e **A.2** Detalhes da região do palatoquadrado de *Sphenodon*, **A.1** vista lateral; **A.2** vista pósteromedial, escala 2 mm. **B.** Crânio de *Gephyrosaurus* em vista lateral, escala 5 mm. **B.1** Lacrimal de *Gephyrosaurus*, escala 0,5 mm. **C.** e **C.1** Mandíbula direita (espelhada) de *Sphenodon* (comprimento ~55mm); **C.** vista lateral; **C.1** vista medial. **D.** Articular direito de *Gephyrosaurus* (T.2351) em vista dorsal, escala 1mm. **E** e **F** Crânio de *Sphenodon* (comprimento ~60 mm). **E.** em vista ventral; **F.** em vista dorsal. **F.1** Parietal de *Sphenodon*, escala 5 mm. **G-H** Crânio de *Gephyrosaurus*, escala 5 mm; **G.** em vista ventral; **H.** em vista dorsal. **Abreviações:** adt; dentes adicionais, an, angular; art, articular; bo, basioccipital; bs, basisfenoide; C, coronoide; Can, dente caniniforme; Co, côndilo; Cr, crista; d, dentário; ecpt, ectopterigoide; ept, epipterigoide; f, fenestra; fo, forame; Fr, frontal; hatch, dentes de eclosão; J, jugal; l, lacrimal; m, mandibular; mx, maxilar; na, nasal; orb, órbita; Pal, palatino; Par, parietal; Pfr, pré-frontal; Pmx, pré-maxila; PoFr, pós-frontal; Porb, pós-orbital, pr, processo; prart, pré-articular; psf, paraesfenoide; pt, pterigoide; q, quadrado; qj, quadrado-jugal; sborb, sub-orbital; sq, esquamosal; st, estribo; sur, sura-angular; vo, vômer. A, C, C.1, E e F retirados e modificados de Jones *et al.* (2009b); A.1, A.2 e F.1 retirados de Jones *et al.* (2011); B, B.1, D, G e H retirados e modificados de Evans (1980).

#### 4.2.4.2. *Diagnose de Squamata*

Grande parte das sinapomorfias que fazem parte da diagnose de Squamata são características que não são preservadas no registro fóssil. Por exemplo, Gauthier, Estes e De Queiroz (1988) mencionam 69 sinapomorfias, das quais somente 43 são potencialmente observáveis em fósseis. Por sua vez, Estes, De Queiroz e Gauthier (1988) identificaram 84 sinapomorfias, das quais apenas 51 potencialmente poderiam ser observáveis em fósseis. Finalmente, Rieppel (1994) mencionou que, das 84 sinapomorfias identificadas por Estes, De Queiroz e Gauthier (1988) somente 11 caracteres são observáveis no material fóssil.

Entre as características diagnósticas de Squamata, com base osteológica, podemos ressaltar:

- Perda do contato entre os pterigoides e entre os pterigoides e o vômer, pela posição medial dos palatinos (EVANS, 1984, 2003; GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988);
- Epiterigoide em forma de coluna e com uma base estreita que não faz contato com o quadrado (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988; RIEPPEL, 1994);
- Dentes do vômer ausentes (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988;

- ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988);
- Palatino posteromedialmente reduzido e pterigoide amplamente exposto na fenestra suborbital (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988);
  - Perda do ramo ventral do esquamosal (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988; RIEPPEL, 1994; SIMÕES *et al.*, 2018);
  - Esquamosal reduzido ou ausente (BENTON, 2005);
  - Fenestra do quadrado sobreposta ao processo *peg-like* do squamosal (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988);
  - Perda do quadrado-jugal (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; EVANS, 2003; BENTON, 2005);
  - *Stapes* muito delgados (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988);
  - Pré-maxila fusionada (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988; BENTON, 2005);
  - Septomaxila com projeção posteroventral que se estende em direção à superfície dorsal do vômer formando, assim, a margem posterior do duto do órgão de Jacobson (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988);
  - Nasais reduzidos (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988; BENTON, 2005);
  - Sutura do frontoparietal relativamente transversal em vista dorsal e mais ampla que a sutura nasofrontal (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988);

- Parietais fusionados (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988);
- Supratemporal deslocado para uma posição profunda, envolvido pela superfície ventral do parietal, e geralmente bem desenvolvido na face anterior do processo supratemporal do parietal. Esta posição do supratemporal em parte permite uma articulação dorsal do quadrado (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988; EVANS, 2003);
- Angular reduzido, não atingindo o côndilo mandibular (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988; RIEPPEL, 1994);
- Proeminente eminência do coronoide (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988; RIEPPEL, 1994);
- Perda do forame entepicondilar do úmero (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988; RIEPPEL, 1994);
- Articulação especializada ulna-ulnare onde a epífise distal da ulna é alargada e quase hemisférica em perfil, se encaixando em uma depressão alargada do ulnare (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988).
- Articulação especializada rádio-radiale com o processo estiloide desenvolvido no rádio se encaixando em uma depressão côncava sobre a superfície proximal do radiale (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988);
- Carpal intermedio reduzido ou ausente (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988);
- Contato entre o central medial e o terceiro carpal distal é interrompido já que o central lateral está em contato direto com o segundo carpal distal

(“mão”) (GAUTHEIR; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988);

- Púbis em contato relativamente estreito na sínfise ventral, formando a fenestra pélvica alargada (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988; RIEPPEL, 1994);
- Modificação da articulação tibia-astrágalo pela perda da crista da tibia e da calha do astrágalo (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988)<sup>13</sup>;
- Articulação fíbula-astrágalo-calcâneo envolve a porção mais distal da fíbula, formando uma crista que se encaixa em um canal na superfície proximal do astrágalo (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988);
- Complexa articulação do tornozelo do tipo “tongue-in-groove” entre o astrágalo-calcâneo e o quarto tarsal distal. Presença de um flange proeminente no calcâneo, dorsalmente orientado; a superfície articular do astrágalo-calcâneo estende-se sobre a superfície dorsal do quarto tarsal distal (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988; RIEPPEL, 1994);
- Segundo tarsal distal ausente (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988);
- Quinto metatarsal em forma de gancho, com uma dupla angulação (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988; RIEPPEL, 1994);
- Membros longos e delgados, quando não são reduzidos ou ausentes (e.g. Serpentes) (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988; RIEPPEL, 1994);

---

<sup>13</sup> Cabe salientar que Rieppel *et al.* (1994) faz menção à presença de diferentes especializações nas articulações de membros posteriores de Squamata, mas ele não aprofunda o tema pois justifica que é difícil identificá-las no material incompleto e desarticulado. Evans (2003) também faz menção a uma articulação mesotarsal complexa.

- Costelas holocéfalas (EVANS 1984; GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988; BENTON, 2005);
- Costelas sacrais e caudais fusionadas com o centro vertebral (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988; RIEPPEL, 1994);
- Vértex do tronco sem intercentro (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988);
- Os intercentros das vértebras cervicais formam hipapófises proeminentes (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988);
- Ausência de gastrália (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; ESTES; DE QUEIROZ, GAUTHIER, 1988; RIEPPEL, 1994; EVANS, 2003; BENTON, 2005).

Várias destas características estão relacionadas com a perda da barra temporal inferior (EVANS, 1984; BENTON, 2005) e com a estreptostilia do quadrado (EVANS, 1984; 2003; BENTON, 2005), e ambas têm sido consideradas por alguns autores como sinapomorfias de Squamata.

#### **4.2.5. Tendências evolutivas de *Lepidosauromorpha* a *Lepidosauria*.**

Existem várias mudanças anatômicas na evolução de Lepidosauria em termos de esqueleto, que, de fato, começam a ser observadas no grupo mais inclusivo, Lepidosauromorpha. Susan Evans em diversos trabalhos é quem tem indicado tais mudanças. A seguir, são apresentadas brevemente tais mudanças, com comentários sobre os aspectos mais relevantes de algumas delas.

(1) *Mudanças no crânio em vista lateral* (Figura 45) (EVANS, 2003; EVANS 2008):

- Redução no tamanho do lacrimal e sua restrição à margem da órbita;

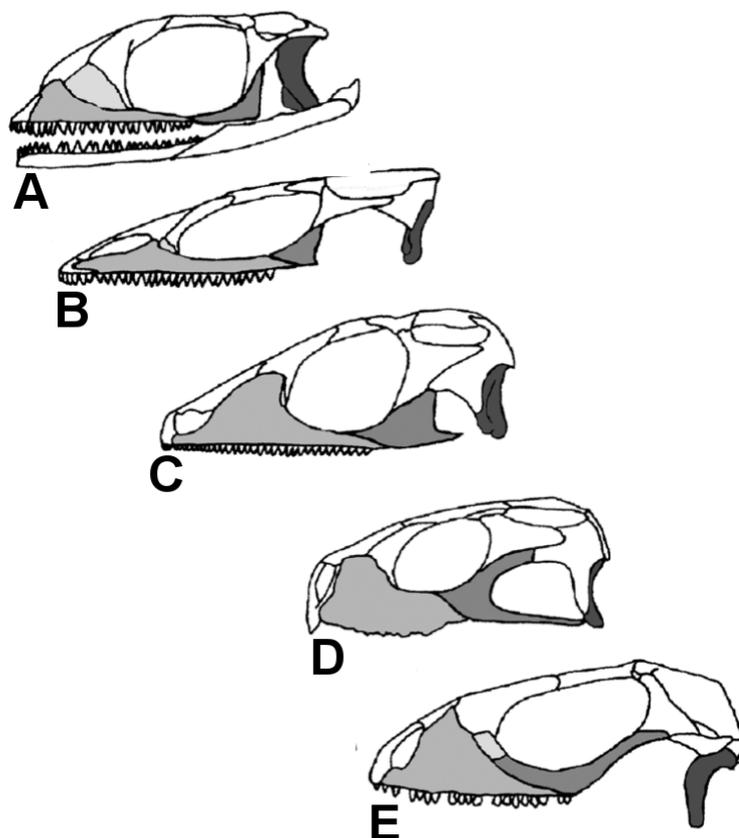
- Incremento na altura do processo facial da maxila;
- Redução no tamanho dos elementos que circundam o quadrado (esquamosal, quadrado-jugal, este último perdido em Squamata);
- Alargamento do entalhe lateral do quadrado;
- Redução e perda da barra temporal.

Em diápsidos primitivos, o lacrimal é um osso amplo que abrange grande parte da região anterorbital. Na linhagem dos lepidossauromorfos, observa-se uma redução desse osso e, ao mesmo tempo, um aumento de tamanho do processo facial da maxila (EVANS; BORSUK-VIALYNICKA, 2009). É possível acompanhar no registro fóssil a mudança de um lacrimal amplo até um reduzido ou ausente, sendo estes os estados de caráter que têm sido propostos como características diagnósticas de Lepidosauria. Cabe mencionar que em alguns grupos de escamados atuais (*e.g.*, em alguns gekkotas, iguanios, e gimnophthalmidos) nos quais se havia considerado o lacrimal ausente, estudos de desenvolvimento embriológico têm demonstrado que o lacrimal está fusionado com o pré-frontal ou jugal, e não perdido (EVANS 2008).

A presença de um entalhe lateral do quadrado expandido aparece cedo em Lepidosauromorpha, estando já presente em *Paliguana* (EVANS, 2003; EVANS; BORSUK-VIALYNICKA, 2009). É uma das principais características consideradas como diagnósticas para Lepidosauromorpha (e que se mantem em Lepidosauria), e está presente em vários grupos como os kuehneosaurídeos, “lagartos” e vários rincocefálios, embora em *Sphenodon* tenha sido perdida de forma secundária (EVANS; BORSUK-VIALYNICKA, 2009). O entalhe lateral do quadrado pode ser composto pelo quadrado e quadrado-jugal (*e.g.*, rincocefálios) (EVANS; BORSUK-VIALYNICKA, 2009). Evans e Borsuk-Vialynicka (2009) propõem como provável condição “primitiva” em Lepidosauria um quadrado com um entalhe lateral composto, com o forame quadrado-jugal reduzido, envolvido pelo quadrado e pelo quadrado-jugal, tal como o quadrado atribuído a *Shopineta*.

O esquamosal tende a reduzir-se a uma estreita barra, e o quadrado-jugal tende a perder-se. A evolução da redução destes ossos circundantes ao quadrado estaria relacionada com o desenvolvimento da orelha média, à perda da barra temporal inferior, e a mobilidade do quadrado, embora não se tenha totalmente certeza sobre estas inferências (EVANS 2003, 2008; EVANS; BORSUK-VIALYNICKA, 2009).

Em Diapsida, a redução e a perda da barra temporal inferior não é uma tendência única de Lepidosauromorpha, embora, de fato, na linhagem dos Squamata seja bem marcante. Alguns estudos mostram que essa configuração já estava presente no ancestral comum de Lepidosauromorpha e Archosauromorpha (e.g., MÜLLER, 2004). Prova disso é a ausência da barra temporal inferior em alguns diápsidos pequenos que não estão relacionados com Lepidosauromorpha, mas sim com Archosauromorpha, tais como *Prolacerta* e *Tanystropheus* (EVANS; BORSUK-VIALYNICKA, 2009). Assim, para Lepidosauria, geralmente era aceito que somente no caso das linhagens tardias de rincocéfalios é que a barra temporal teria sido reestabelecida (EVANS; BORSUK-VIALYNICKA, 2009). No entanto, se tem observado a presença da barra temporal inferior completa em duas espécies de Squamata Boreoteiioidea: 1) *Tianyusaurus zhengi* Lü, Ji, Dong, & Wu, 2008, do Cretáceo da China, (LÜ; DONG, WU, 2008; MO; XU, EVANS, 2009); 2), e, recentemente, Simões *et al.* (2016b) observaram esta estrutura em *Polyglyphanodon sternbergi* Gilmore, 1940. Embora ambos os *taxa* sejam pertencentes ao clado fóssil Boreoteiioidea, ao que parece, a reaquisição da barra temporal inferior foi convergente nestas duas espécies (SIMÕES *et al.*, 2016b). Vale lembrar que a ausência da barra temporal é um fator importante na liberação do quadrado da unidade do rosto, o que ajudaria no desenvolvimento da cinese craniana (HERREL; AERTS, DE VREE, 2000). Assim, o restabelecimento desta barra, independentemente da linhagem em questão, contribuiu na perda do cinetismo craniano, estabilizando o quadrado (EVANS; BORSUK-VIALYNICKA, 2009; EVANS; JONES 2010).



**Figura 45.** Principais mudanças no crânio de Lepidosauromorpha, em vista lateral. **A**, *Kuehneosaurus*; **B**, *Marmoretta*; **C**, *Gephyrosaurus*; **D**, *Sphenodon*; **E**, *Iguana*. Cinza claro, lacrimal; Cinza médio, maxila; Cinza escuro, jugal; cinza mais escuro quadrado. Retirado e modificado de Evans (2008). As figuras não têm escala no original.

(2) *Mudanças no crânio em vista dorsal* (Figura 46) (EVANS, 2003):

- Os ossos pares do teto craniano se fusionam em um, o frontoparietal. Enquanto os ossos pequenos são perdidos (e.g., tabular e pós-parietais);

- Redução do pós-frontal;
- Redução dos nasais;
- Pré-maxilas fusionadas.

A presença de ossos pares no teto craniano é considerada um caráter plesiomórfico presente em *taxa* basais de diápsidos, tais como *Petrolacosaurus*, *Araeoscelis* e *Youngina*; em arcossauromorfos, como é o caso de *Prolacerta*; e também em lepidossauromorfos, como *Paliguana* e *kuehneosaurídeos* (EVANS; BORSUK-VIALYNICKA, 2009). Nesta lógica, a

fusão dos frontais e dos parietais em rincocefálios basais (e.g., *Gephyrosaurus*) e em *Marmoretta* (táxon às vezes considerado Lepidosauromorpha não-Lepidosauria e outras vezes, como já um Squamata) representa a condição derivada (EVANS; BORSUK-VIALYNICKA, 2009), embora *Sphenodon* e alguns Squamata atuais apresentem ossos pares no teto craniano (EVANS; BORSUK-VIALYNICKA, 2009). A co-ossificação e a expansão dos parietais e o desenvolvimento de uma sutura simples no frontoparietal parecem, também, ter ajudado o desenvolvimento da mesocinese<sup>14</sup> em escamados (EVANS, 2003).

Nos primeiros tetrápodes, pós-parietais e tabulares eram elementos grandes da região mais posterior do teto do crânio, e em diversos grupos eles começaram a ter uma redução em tamanho e migraram sobre a superfície occipital. Os pós-parietais são retidos em vários “pararrépteis”, em diápsidos basais (*Araeoscelis*, *Petrolacosaurus*, *Youngina*), em arcosauromorfos, sinápsidos e no lepidossauomorfo *Paliguana*, sendo, geralmente perdidos nos arcossauros e lepidossauros mais derivados (EVANS, 2008).

Em diápsidos basais o pós-frontal é um elemento grande e triangular, condição que se mantém em alguns primeiros lepidossauros, assim como em *Sphenodon*, e em *Bavarisaurus* (Squamata). Entretanto, em vários grupos de Squamata, este elemento é bem reduzido (e.g., iguanídeos), ou ausente (e.g., a maioria de agamídeos e todos os camaleões), e não participa da formação da fenestra superior temporal. Porém, dentro de *Scleroglossa* este elemento se mantém ou está fusionado com o pós-orbital (EVANS, 2008).

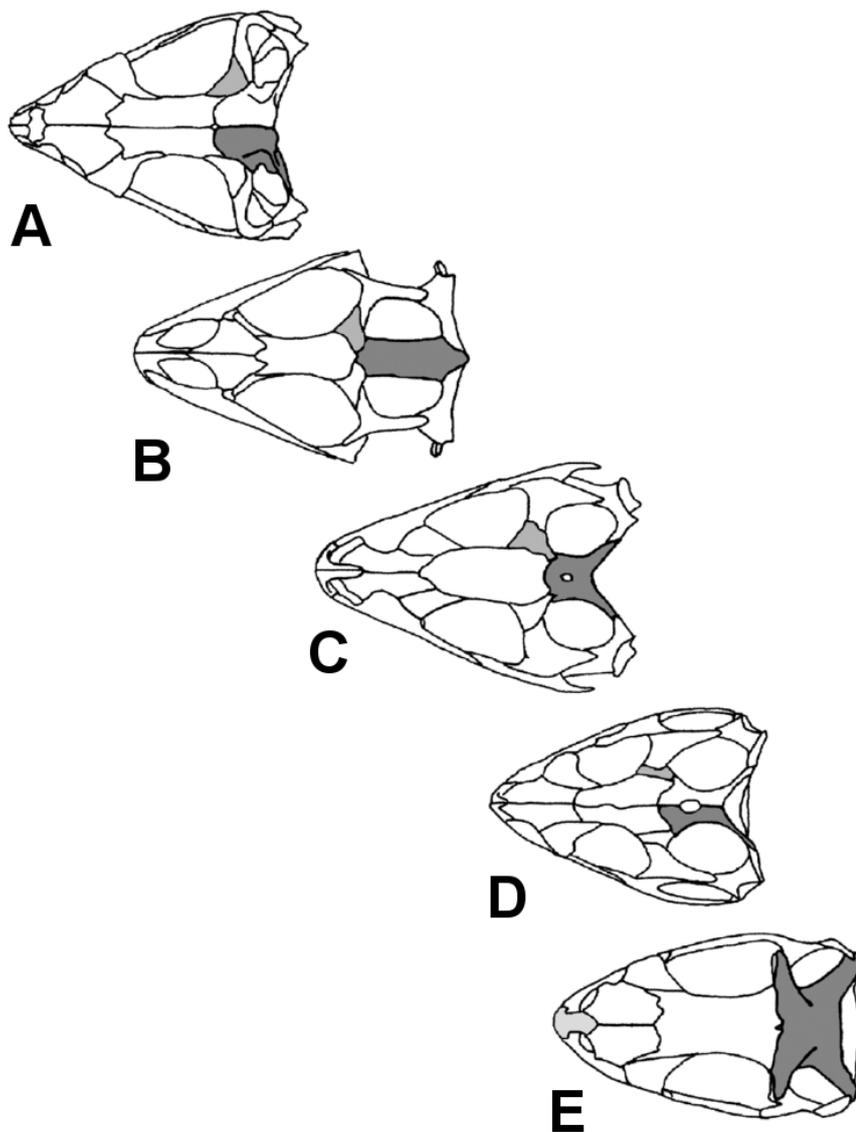
Os nasais nos primeiros lepidossauros são longos, largos e robustos, estando em contato anteriormente com a pré-maxila, lateralmente com a maxila e o pré-frontal, e posteriormente com os frontais. Nos primeiros escamados já ocorre uma redução, e, posteriormente, em alguns grupos como agamídeos e

---

<sup>14</sup> A Mesocinese é um dos três tipos de cineses que ocorrem nos lepidossauros, e é definida como a flexão e a extensão dorsoventral em torno do eixo que se estende transversalmente através da sutura fronto-parietal (METEZEGGER 2002). Evans (2008) assinala que para se entender melhor a mesocinese tem que se levar em consideração outras articulações necessárias para que esta ocorra: (1) unidade parietal (parietal, esquamosal, supratemporal, com ou sem o complexo pós-orbitofrontal); (2) unidade do rostró (frontal, pré-maxila, maxila, pré-frontais, lacrimais, jugais, com ou sem o complexo pós-orbital-frontal); (3) unidade basal (ectopterigoides e pterigoides); (4) o epiterigoide e o quadrado como elementos de ligação entre o os elementos do dermatocrânio, e do dermatocrânio com o segmento occipital do neurocrânio.

camaleões acontece uma segunda redução (EVANS, 2008).

Uma pré-maxila fusionada é encontrada na maioria dos membros do grupo coronal Squamata (EVANS, 2008).

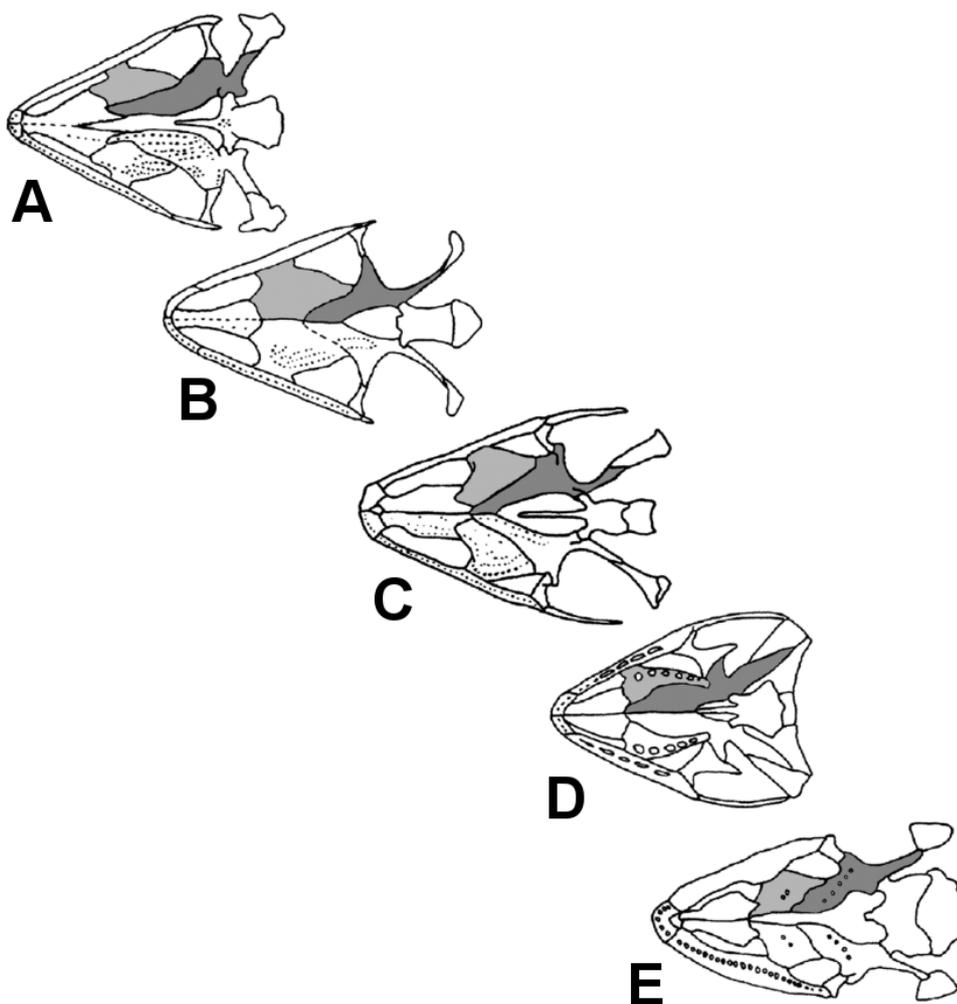


**Figura 46.** Principais mudanças no crânio de Lepidosauromorpha, em vista dorsal. **A**, *Kuehneosaurus*; **B**, *Marmoretta*; **C**, *Gephyrosaurus*; **D**, *Sphenodon*; **E**, *Iguana*. Cinza claro, pré-maxila fusionada (em *Iguania*); Cinza, pós-frontal; Cinza escuro, parietal. Retirado e modificado de Evans (2008). As figuras não têm escala no original.

(3) *Mudanças na região do palato* (Figura 47) (EVANS, 2003):

- Redução da dentição palatal;
- Encurtamento da lâmina anterior do pterigoide.

A presença de dentição palatal formada por numerosas fileiras de dentes no vômer, nos palatinos, pterigoides e parasfenoide é uma característica comum nos primeiros diápsidos (EVANS; BORSUK-VIALYNICKA, 2009). Os khueneosaurídeos apresentam uma extensa dentição palatal, embora não esteja claro se a disposição dos dentes se daria em fileiras. *Marmoretta*, *Gephyrosaurus* e *Sophineta* apresentam um padrão primitivo; eles conservaram numerosas fileiras de dentes na região palatal, mas perderam os dentes das alas dos pterigoides e do parasfenoide. Uma peculiaridade em *Gephyrosaurus* é o alargamento da fileira lateral de dentes no palatino, que é considerado um estado de caráter de Rhynchocephalia (EVANS, 2003; EVANS; BORSUK-VIALYNICKA, 2009). Em Squamata e Rhynchocephalia derivados, a dentição palatal foi reduzida, sendo que Squamata apresenta uma dentição palatal com um padrão de posicionamento disperso e espalhado. Os dentes palatais incrementam a fricção do palato, ajudando na manipulação e controle do alimento, a perda desta dentição pode estar relacionada, em alguns casos, com as mudanças na estrutura da mandíbula (a serem apresentados no seguinte subitem) e/ ou à melhora da cinesse, mudando o foco da manipulação dos alimentos para a mandíbula (EVANS, 2003, 2008; EVANS; BORSUK-VIALYNICKA, 2009).



**Figura 47.** Principais mudanças no crânio de Lepidosauromorpha, em vista palatal. **A**, *Kuehneosaurus*; **B**, *Marmoretta*; **C**, *Gephyrosaurus*; **D**, *Sphenodon*; **E**, *Iguana*. Cinza, palatino; Cinza escuro, pterigoides. Retirado e modificado de Evans (2008). As figuras não têm escala no original.

(4) *Mudanças nos elementos da mandíbula* (EVANS, 2003):

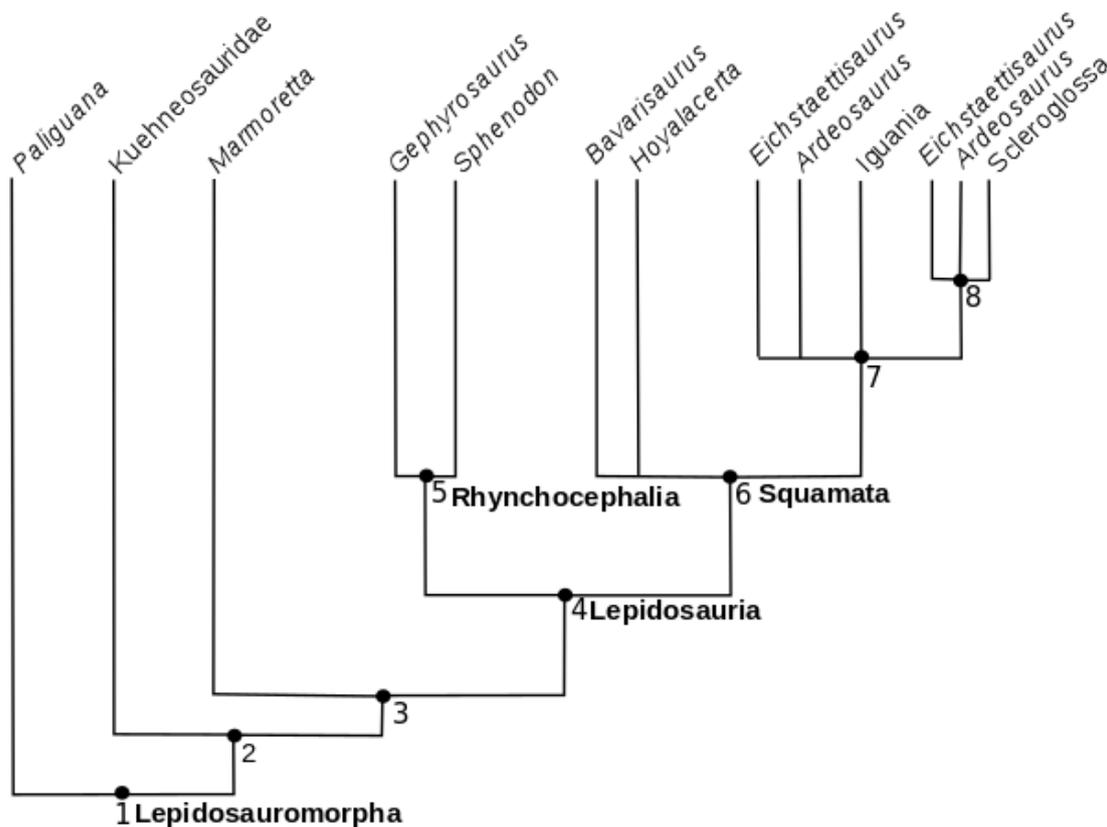
- Encurtamento da mandíbula;
- Alargamento do processo coronoide.

Estas estão relacionadas tanto à mesocinese em Squamata como aos movimentos cortadores e propalinais<sup>15</sup>, que garantem melhor manipulação e controle do alimento pela mandíbula, diminuindo a participação da dentição da região do palato para esses fins (EVANS, 2003, 2008; EVANS; BORSUK-

<sup>15</sup> A propalinia faz referência aos movimentos póstero-anteriores da mandíbula durante o processo de mastigação

VIALYNICKA, 2009).

Na figura 48 as mudanças no crânio comentadas acima aparecem com marcos filogenéticos ao longo da evolução do clado Lepidosauromorpha.



**Figura 48.** Cladograma resumido de Lepidosauromorpha onde são apresentados alguns dos principais caracteres cranianos, aparentemente adquiridos em cada etapa da história evolutiva do grupo, conforme sugerido pelo registro fóssil (o símbolo \* é usado para indicar que a característica deve ter se desenvolvido antes, mas não se tem evidências). Retirado de Evans 2008. **1. Lepidosauromorpha:** Barra temporal inferior perdida ou já ausente; desenvolvimento do entalhe lateral do quadrado. **2.** Perda dos pós-parietais; perda dos tabulares; alargamento do palatino. **3.** Perda da fileira de dentes nos flanges dos pterigoides; desenvolvimento leve de pleurodontia (derivada de ancestrais sub-pleurodontes). **4. Lepidosauria:** Alargamento do processo facial da maxila; redução do lacrimal; fissura metótica estendida ventralmente para o basioccipital; expansão das extremidades do processo basipterigoide; provável metacinese rudimentar. **5. Rhynchocephalia:** alargamento da fileira lateral de dentes do palatino; redução na taxa de substituição dentária na dentição posterior; desenvolvimento de um longo processo posterior no dentário. **6. Squamata:** Suspensão especializada do quadrado (esquamosal reduzido; supratemporal pequeno e profundo; paraoccipital distalmente expandido; redução da lâmina pterigoide do quadrado, que permite movimentos de rotação do quadrado); desenvolvimento da articulação sinovial entre o pterigoide e o epiterigoide; ?metacinese derivada<sup>16</sup>; perda do quadrado-jugal; redução do processo palatino do pterigoide. **7.** Fusão na linha média do parietal e do frontal\*; desenvolvimento de uma cavidade/fossa no parietal para o processo ascendente do supraoccipital\*; contato reduzido pós-frontal / frontal; divisão da fissura metótica em canais separados para os nervos vago e o glossofaríngeal\*; expansão da abertura

<sup>16</sup> Tem autores que argumentam que a metacinese derivada também está presente em Rhynchocephalia. Se isso for correto, implica que esta característica poderia ter aparecido no ancestral-comum entre Rhynchocephalia e Squamata (EVANS, 2008).

lateral *do recessus scalae* do tímpano; fechamento da parede medial da cápsula ótica; desenvolvimento e expansão de cristas suplementares sobre a caixa craniana; redução da dentição do palato\*; expansão dos orifícios distais do processo paraoccipital; desenvolvimento de uma sutura fronto-parietal reta; canal pterigoideo fechado\*; intensificação da pleurodontia; redução no comprimento do dentário e alargamento do processo coronoide. **8.** Desenvolvimento da mesocinese e associada à estreptostilia<sup>17</sup>; alargamento dos orifícios distais do processo basipterigoideo; tendência ao fechamento da fenestra superior temporal e um contato próximo entre o pós-orbitofrontal<sup>18</sup> e parietal; hipocinese (mudanças nas articulações entre o palatino e o pterigoide, e entre o palatino e as margens do crânio); extensão lateral e posterior do parietal, deixando uma origem ventral para o músculo adutor Retirado de Evans (2008).

(5) *Mudanças no pós-crânio* (EVANS, 2003):

- Incremento da consolidação das vértebras, com a perda gradual do intercentro;
- Articulações mais fortes e sofisticadas entre os arcos neurais e centros;
- Planos de fratura nas vértebras caudais;
- Tendência à fusão das vértebras, com perda do intercentro, com concomitante união das costelas;
- Desenvolvimento da fenestra tiroide na cintura pélvica;
- Fusão do astrágalo e do calcâneo;
- Redução do número de tarsais distais;
- Alargamento do tarsal distal 4;
- Desenvolvimento do metatarsal 5, e uma tendência a ter este em forma de gancho.

---

<sup>17</sup> Estreptostilia: refere-se aos movimentos de rotação do quadrado em sua articulação dorsal com o squamosal e/ou supratemporal. O eixo de rotação geralmente está orientado transversalmente, embora em alguns táxons estejam orientados ântero-posteriormente (METZGER 2002). No entanto, outros autores descrevem que a estreptostilia se refere aos movimentos do quadrado em relação ao resto do crânio, e podem acontecer nas articulações dorsais e ventrais segundo Rieppel (1978 *apud*, EVANS 2008; JONES et al., 2011), dorsalmente os movimentos entre o quadrado e o squamosal são anterolaterais, enquanto o que se refere entre o quadrado e o supratemporal são posteromediais; ventralmente as relações são entre o quadrado e o pterigoide, e o quadrado e o palatoquadrado Rieppel (1978 *apud*, EVANS 2008)

<sup>18</sup> Em muitos "lagartos" existe um único osso posterior conformando a órbita. Ainda não está claro se é decorrente da fusão ou perda do pós-orbital ou do pós-frontal. Este osso é chamado de pós-orbitofrontal (EVANS, 2008).

A maioria dessas mudanças no pós-crânio está relacionada à locomoção terrestre e à exploração de diferentes estratégias ecológicas que o grupo foi experimentando (EVANS, 2003). Por exemplo, os planos de fratura nas vértebras caudais estão diretamente associados com a autotomia caudal, o que permite um mecanismo de escape. O quinto metatarsal em forma de gancho, característica também presente em Archosauromorpha, permite rotação no sentido posterior do quinto dígito, o que confere uma função análoga ao calcanhar dos mamíferos (Robinson (1975 *apud* EVANS, 2003)) (EVANS, 2003).

Finalmente, ainda que muitas das tendências cranianas e pós-cranianas acima mencionadas aconteçam, grosso modo, em Lepidosauria, algumas delas são exclusivas da linhagem dos Squamata. Assim como também se observa uma série de tendências ocorridas dentro da linhagem dos Rhynchocephalia, como: redução da dentição palatal com o alargamento da linha lateral do palatino; redução no tamanho da fenestra suborbital; substituição gradual da pleurondontia pela acrodontia; a reaquisição da barra temporal inferior temporal pelo crescimento posterior do jugal; estreitamento do parietal no teto craniano; e a redução da metacinese, limitando o movimento da articulação basipterigoidea (EVANS 2008).

#### **4.2.6. Breves notas sobre a dentição dos lepidossauromofos com ênfase na implantação dentária**

O tipo de implantação dentária em “répteis” tem sido uma característica alvo da atenção de diversos autores ao longo de trabalhos de anatomia comparada, taxonomia, e filogenia. A implantação dentária é uma característica-chave dentro de algumas linhagens de vertebrados, e a documentação da variação observada nesta feição tem recebido muita atenção não só dentro da paleontologia de vertebrados, mas também no campo da biologia evolutiva (JENKINS *et al.*, 2017). Não somente os tipos de implantação, mas também uma série de características relacionadas à dentição, como o tipo de substituição, a periodicidade da substituição, a morfologia das coroas, os tecidos que formam os dentes, ou como o dente se

fixa ao osso portador de dentes, etc. são igualmente relevantes (EDMUD, 1969; BERTIN *et al.*, 2018).

Edumd (1969) escreve um capítulo sobre dentição com intuito de sistematizar as informações oriundas de diversos trabalhos sobre dentição em vertebrados, e em particular em répteis, ressaltado aspectos sobre implantação dentária, desenvolvimento, substituição e estruturas. Em relação à implantação dentária em “répteis”, tradicionalmente se distinguem três tipos: acrodonte, pleurodonte e tecodonte. Edmund (1969) sistematizou as definições sobre estes três tipos de implantação dentária, como segue:

Acrodonte: pode ser produzido pela supressão das paredes do sulco dental, deixando os dentes anquilosados na crista do osso portador de dentes. Os dentes acrodontes ao atingirem determinado estágio de crescimento, raras vezes são substituídos. Os dentes que estão dispostos em arranjos de múltiplas fileiras, como em *Captorhinus*, *Labidosaurikos*, *Edaphosaurus* ou nos rincossauros, apresentam sempre implantação acrodonte, embora não estejam dispostos nas cristas dos ossos marginais.

Pleurodonte: é o modo comum de implantação dentária em lagartos e serpentes. É estabelecido pela perda da parede lingual, de modo que os dentes estão anquilosados no lado interno da parede alta labial. O grau no qual cada dente está fixado na parede e na plataforma mais lingual, varia muito entre as espécies, e entre as dentações superiores e inferiores na mesma espécie, e, inclusive, até mesmo ao longo de uma única mandíbula [...]

Tecodonte: um dente tecodonte tem uma base cilíndrica relativamente longa, e se encontra em um socket profundo. Está geralmente fixado por tecidos não calcificados, como fibras de colágeno. [...] Quando o dente está preso por tecidos calcificados, é conhecido como tecodonte anquilosado, substituído, posteriormente, pelo termo prototecodonte. [...] O termo gomfodontia é ocasionalmente usado como sinônimo de tecodontia. [...] (EDMUD, 1969, p.127-129)<sup>19</sup>.

---

<sup>19</sup> Tradução livre minha.

Tradicionalmente se considera que só os dois primeiros tipo de implantação anteriormente descritos estão presentes em Lepidossauria (EDMUD, 1969; ZAHER; RIEPPEL 1999), embora estes dois tipos de implantação estão amplamente distribuídos entre os Lepidosauromorphas não Lepidosauria (e.g. *Sophineta* e *Fraxinisauroa*: ver EVANS; BORSUK-BIALYNICKA, 2009; SCHOCH; SUES 2018). No entanto mais tipos têm sido propostos, às vezes considerados subtipos de algum destes três, e/ou que misturam outras características relacionadas como a substituição. Entre eles, estão as implantações subtecodonte (ou subprotecodonte), subpleurodonte, subacrodonte, pleuroacrodonte e pleurodonte labial, só para mencionar algumas (ver EDMUD, 1969; MONTANI 1997; JENKINS *et al.*, 2017; BERTIN *et al.*, 2018). Diante desta problemática, vários autores têm proposto a realização de análises mais exaustivas, incluindo ajuda de cortes histológicos e tomografias computadorizadas. Além disso, é importante ter claro o que são características relacionadas com implantação e relacionadas à substituição (e.g. JENKINS *et al.*, 2017; BERTIN *et al.*, 2018). Como exemplo de trabalho que tem tentado levar isso em prática podemos mencionar o de Simões *et al.* (2018), no qual na descrição dos caracteres usados na análise filogenética, são separadas, por exemplo, as características relacionadas com implantação e com substituição.

Neste contexto, como a principal variação dentro do que se conhece como implantação, refere-se à organização geométrica ou topográfica entre a interface do dente e do osso portador de dentes (BERTIN *et al.*, 2018; SIMÕES *et al.*, 2018 ver mat. Suplementar), Bertin *et al.* (2018) definem 5 tipos: acrodontia, aulacodontia, pleurodontia, subtecodontia e tecodontia. Devido ao escopo desta tese, só serão discutidos os presentes em lepidossauros (também presentes até agora em lepidossauriformes não-lepidossauros):

**Pleurodontia** (*sensu* Bertin *et al.*, 2018): a superfície labial do dente está colocada contra a superfície labial do osso portador de dentes (Figura 49A). Embora este seja o principal ponto de contato entre o dente e a mandíbula ou dentário, outras áreas de contato osso-dente podem existir ao redor do dente. Basicamente a maior diferença em relação à definição tradicional de Edum (1969) seja não dizer que o dente esteja anquilosado, já que esta é uma

característica relacionada ao tipo de fixação entre dente e osso portador e não ao tipo de implantação propriamente dita.

**Acrodonia** (*sensu Bertin et al., 2018*): o ápice do dente está colocado sobre o topo do osso portador de dentes, sem nenhum contado lateral dente-osso. O dente não se encontra nem em um sulco, nem em alvéolo, já que não há paredes de osso presentes em nenhum lado do dente (Figura 49B). Apesar de topograficamente a definição coincidir com aquelas conhecidas tradicionalmente, a principal diferença, tendo como base a definição de Edumud (1969), reside em que na definição proposta de Bertini *et al.*, (2018), não faz parte a raridade de substituição, nem o fato do dente estar anquilosado. Já que Bertin *et al.*,(2018) assumem que a primeira é uma característica relacionada à substituição dentária e a segunda sobre o tipo de fixação entre dente e osso portador, não devendo entrar na definição de acrodonia.

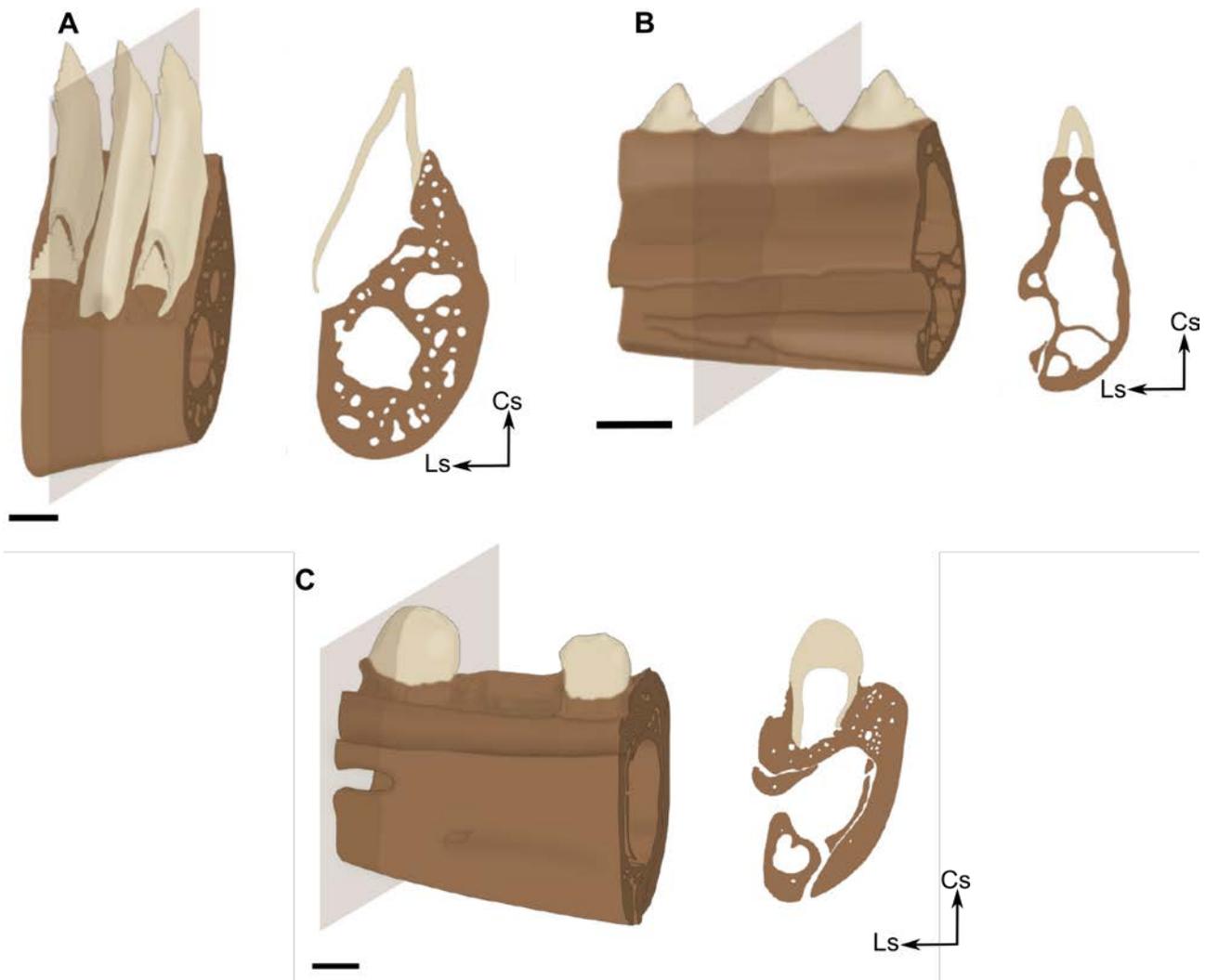
Quando em um mesmo elemento ósseo portador de dentes, os dois tipos de implantação se apresentam, usaremos o termo **Pleuroacrodonia**.

**Subtecodontia** (*sensu Bertin et al., 2018*): implica topologicamente que o dente está em um socket raso e implantado assimetricamente (Figura 49 C). Presente em Lepidosauria (*e.g., Tupinamis*).

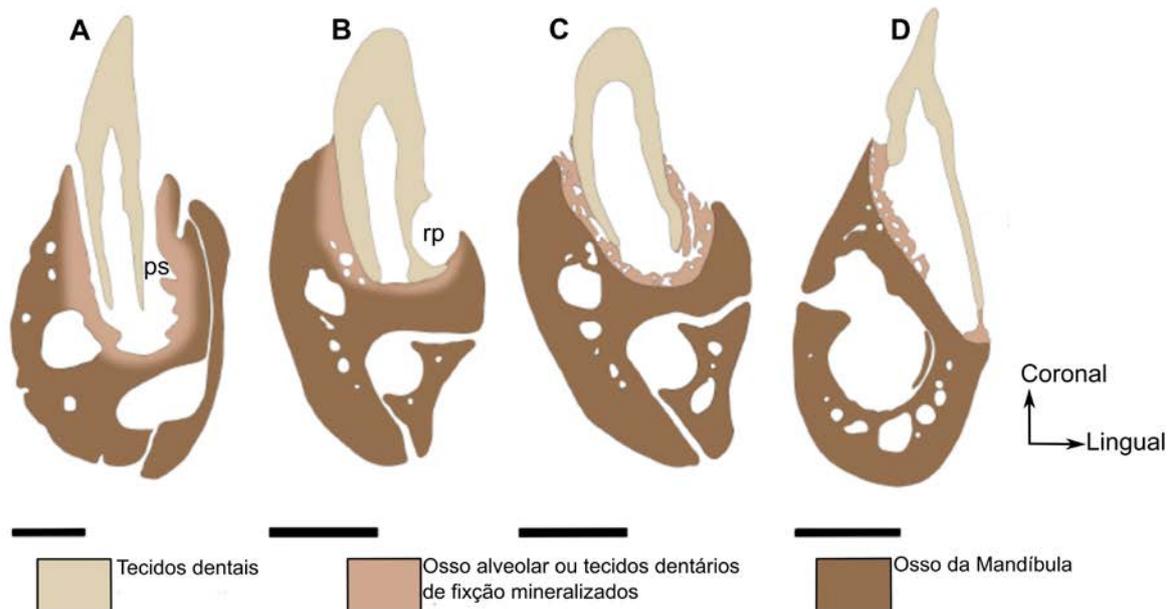
Com respeito à natureza da fixação, segundo Bertin *et al.* (2018), isso está relacionado a como os dentes estão unidos ao osso pelos diferentes tipos de tecidos e/ou modos de fixação. Assim eles fazem referência a dois tipos:

**Gonfose**: onde o dente está conectado ao osso através de um ligamento não mineralizado, que vincula o cemento ao osso alveolar (Figura 50 A). A única evidência em fósseis de gonfose é a presença do espaço periodontal, resultado da degradação do ligamento não mineralizado. Este espaço, muitas vezes, é preenchido durante a diagênese por sedimento e inclusão de minerais (BERTIN *et al.*, 2018).

**Anquilose:** quando o dente se funde ao elemento portador de dentes através de tecidos mineralizados (Figura 50B-D). Esta fusão ocorre entre os tecidos dentários mineralizados (cimento ou dentina) e o osso alveolar. Algumas vezes, a anquilose pode ocorrer através da mineralização do ligamento periodontal (BERTIN *et al.*, 2018).



**Figura 49.** Implantação dentária. **A**, Pleurodonte (em *Iguania iguana*). **B**, Acrodonte (em *Chamaeleo gracilis*). **C**, Subtecodonte (em *Tupinambis teguxin*). **Abreviações:** Cs, Lado Coronal; Ls, Lado Labia. Escala: 1 mm. Retirado e modificado de Bertin *et al.* (2018).



**Figura 50.** Tipos de fixação dos dentes. **A**, Gonfose, associada à implantação tecodonte (em *Crocodylus niloticus*). **B**, Anquilose associada à implantação subtecodonte (em *Tupinambis teguxin*). **C**, Dente novo no mesmo espécime que em B. **D**, Anquilose associada a implantação pleurodonte (em *Cyclura cornuta*). **Abreviações:** ps, espaço periodontal; rp, pit de substituição. Escala: 2 mm. Retirado e modificado de Bertini *et al.* (2018).

Finalmente, Bertin *et al.* (2018) mencionam que, em relação à substituição, os padrões podem dividir-se em três fatores básicos: 1) Número de gerações por cada *locus* de dente; 2) Direção da substituição; 3) Modo de substituição.

Em relação à presença dos pits de substituição, estes são desenvolvidos sobre o dente funcional, na vizinhança do dente em desenvolvimento, o que é provocado pelo crescimento e erupção do dente de substituição (BERTIN *et al.*, 2018).

A implantação pleurodonte e/ou acrodonte (em sentido tradicional, e.g., EDMUD 1969) tem sido considerada como uma sinapomorfia de Lepidosauria (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988; EVANS, 2003). Mas, muitas vezes, apresentar uma implantação pleurodonte tem sido um caráter bastante levado em consideração em fósseis atribuídos a Lepidosauromorpha, o qual é percebido nas descrições e diagnoses de alguns *taxa* deste grupo como no caso de *Sophineta* (EVANS; BORSUK-BIALYNICKA, 2009) e *Fraxinisauro* (SCHOCH; SUES 2018). Nesse sentido, é interessante mencionar que dentro das sinapomorfias recuperadas para Lepidosauromorpha por Simões *et al.*

(2018), estão duas que fazem referência ao que se pode entender como implantação pleurodonte no sentido de Bertini *et al.*, (2018), estas são: 1) dentes posteriores do dentário delimitados pelo osso portador e pela parede labial; e 2) dentes posteriores do maxilar delimitados pelo osso portador e pela parede labial.

### 4.3. Registro fóssil

Os fósseis dos Lepidosauromorpha (não Lepidosauria) e Lepidosauria basais são bem escassos e em sua maioria encontram-se fragmentados e, por vezes, mal preservados (EVANS 2003; EVANS; JONES 2010). Isso acaba impactando em toda a construção do conhecimento sobre o grupo, uma vez que muitas lacunas ainda persistem em termos de registro fóssil.

#### 4.3.1. Registro fóssil e origem de Lepidosauromorpha

O registro mais antigo de Lepidosauromorpha, até agora aceito pela maioria dos autores, remonta ao Eotriássico sul-africano, provavelmente de idade entre o Induano e o Olenekiano e corresponde a um crânio descrito como *Paliguana whitei* Broom, 1903, de aproximadamente 3 cm<sup>20</sup> de comprimento, com uma preservação razoável (Figura 51) (BENTON *et al.*, 2015; EVANS; JONES, 2010; EZCURRA; SCHEYER, BUTLER, 2014; JONES *et al.*, 2013) (Quadros A1 e A2). Um dos caracteres diagnósticos que vincula *Paliguana* a Lepidosauromorpha é a presença do entalhe lateral do quadrado (EVANS; JONES 2010; EZCURRA, 2014). Os achados posteriores, em ordem cronológica, se encontram no Triássico Inferior (Olenekiano) da Pôlonia (*Pamelina*<sup>\*\*</sup> e *Sophieta*) (Figuras 52 D-E, 53). Para o Triássico Médio, os registros provêm da Itália, Inglaterra e Alemanha (*Megachirella*<sup>\*</sup>, *Coartaredens*, *Fraxinisaura*, respectivamente) (Figuras 54, 55). Já para o Triássico Superior, os registros procedem dos EUA, Inglaterra e Brasil (*Icarosaurus*<sup>\*\*</sup>, *Kuehneosaurus*<sup>\*\*</sup>, *Kuehneosuchus*<sup>\*\*</sup>, e *Cargninia* respectivamente) (Figuras 52 e 8). Finalmente, para o Jurássico Inferior e Médio, ocorrem lepidossaurmorfos

---

<sup>20</sup> Medida tomada a partir da fotografia, já que na bibliografia consultada o tamanho não é especificado.

na Inglaterra (*Marmoretta*<sup>\*</sup>) e no México e (*Tamaulipasaurus*) (Figura 56) (Quadros A1 e A2)<sup>21</sup>.



**Figura 51.** Holotipo de *Paliguana whitei* em vista lateral. Escala 5 mm. Retirado e modificado

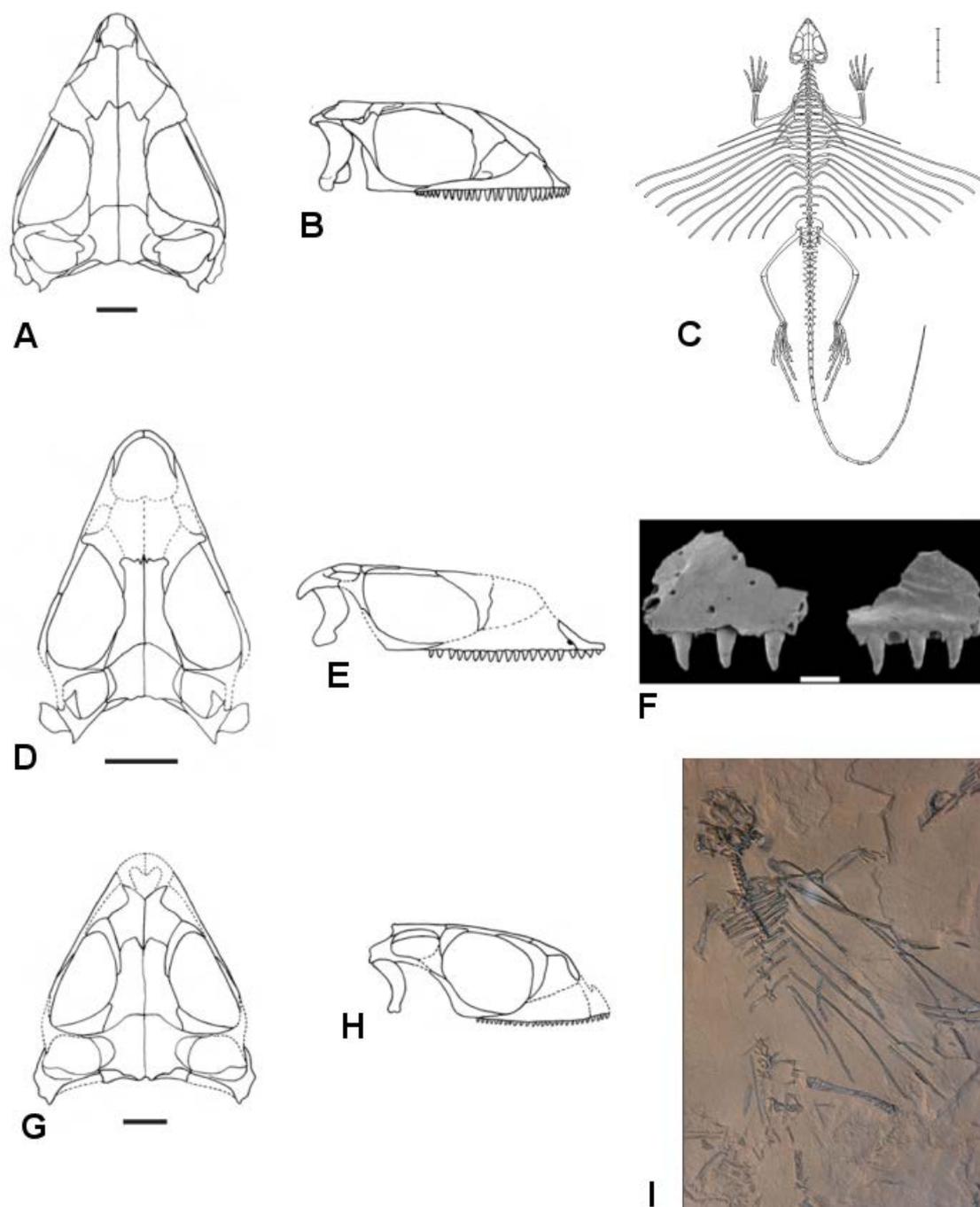
Os registros de lepidossauromorfos do grupo Kuehneosauridae são conhecidos para o Eotriássico (Olenekiano) da Polônia e para o Neotriássico (Carniano-Retiano) da Inglaterra e dos Estados Unidos (EVANS, 2009; EVANS; JONES, 2010). Uma das particularidades desse grupo é o hábito planador, motivo pelo qual é considerado o grupo mais especializado dos *stem-lepidosauria* (EVANS, 2009; EVANS; JONES, 2010). Os *taxa* que formam esse clado são: *Kuehneosaurus latus* Robinson 1962, e *Kuehneosuchus latissimus* Robinson 1967, que provêm do Noriano da Inglaterra (Figura 52A-C); *Icarosaurus siefkeri* Colbert 1966, do Carniano dos EUA (Figura 52 G-I) e *Pamelina polonica* Evans 2009, do Olenekiano da Polônia (Figura 52 D-F) (EVANS 2009; EVANS; JONES 2010). Os três primeiros *taxa* são conhecidos por esqueletos relativamente completos (COLBERT 1966; 1970) e *P. polonica* é constituído por elementos isolados do crânio e do pós-crânio (EVANS, 2009). Em geral, as características deste clado são: narinas confluentes; esquamais reduzidos; e um pós-crânio derivado, sendo umas das feições mais notáveis as costelas alongadas (EVANS, 2009). Embora *P. polonica* seja o táxon menos especializado desse grupo (EVANS; JONES 2010) ele é relacionado a

<sup>21</sup> Os táxons indicados com “\*\*\*” alguns autores reconhecem eles como fora de Lepidosauromorpha, os táxons indicados com “\*\*\*” recentemente alguns autores os tem reconhecido como Squamata. Isso será apresentado mais adiante.

Kuehneosauridae pela presença de narinas confluentes e esquamais reduzidos (EVANS; JONES 2010) (entre outras características compartilhadas com este clado).

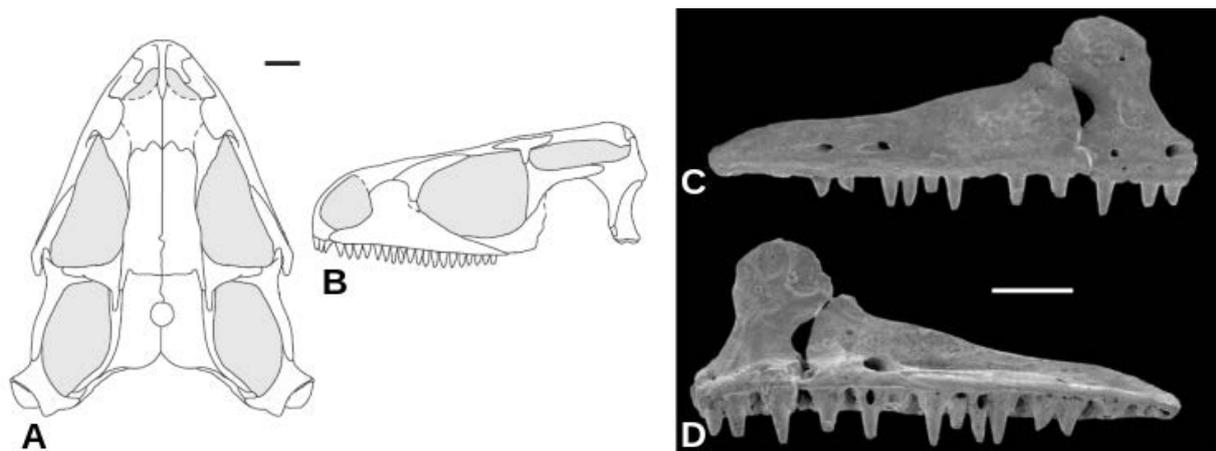
O caráter que inclui Kuehneosauridae dentro de Lepidosauromorpha são os quadrados amplos (GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ, 1988). No entanto, existem alguns estudos onde os resultados das análises filogenéticas apontam que Kuehneosauridae estaria fora de Lepidosauromorpha, embora continuem considerando-o como parte de Diapsida. Entre estes estudos estão o do Müller (2004), que tinha como escopo do trabalho observar as relações filogenéticas entre os Diapsida. Nesse trabalho, os kuehneosaurídeos formam um clado junto com *Drepanosaurus*, táxon reconhecido como um Archosauromorpha segundo Dilkes (1998, *apud* MÜLLER, 2004) e Renesto (2000, *apud* MÜLLER, 2004), mas, inicialmente, como um lepidossauro aberrante segundo Pinna (1986 *apud* MÜLLER, 2004). Outro estudo cujo foco foi a redescritção de *Megachirella* e testar sua posição filogenética, foi levado a cabo por Simões *et al.* (2018). Os autores obtêm, também, como resultado, que o clado Kuehneosauridae encontra-se incluso dentro dos Diapsida, entretanto, fora de Lepidosauromorpha (Quadro A1). Em resumo, este grupo apresenta algumas características presentes em Lepidosauromorpha, como é o entalhe do quadrado, junto com características presentes em Archosauromorpha, como são a presença do processo ventral no opistótico, processo transversal bem desenvolvido nas vértebras dorsais e a ausência do forame entepicondilar no úmero (SCHOCH; SUES, 2018).

*Sophineta cracoviensis* Evans & Borsuk-Bialynicka, 2009, é um lepidossauro não especializado (Figura 53), recuperado na mesma localidade que *P. polonica*, e também conhecido por vários ossos isolados do crânio e do pós-crânio. Esse táxon se posiciona em vários cladogramas como grupo-irmão de Lepidosauria (*e.g.*, CHEN *et al.*, 2014; EVANS; BORSUK-BIALYNICKA, 2009; EVANS; JONES, 2010).



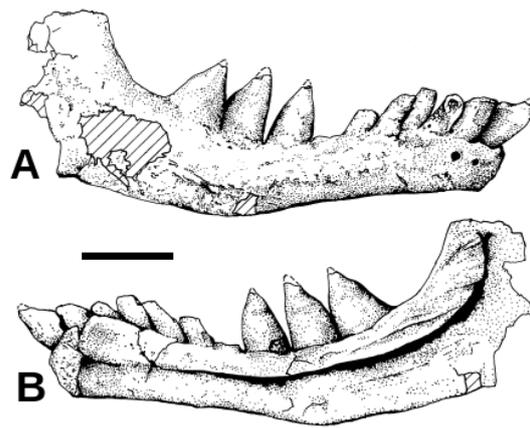
**Figura 52.** Kuehneosauridae. **A-C**, *Kuehneosaurus latus*<sup>22</sup> (reconstruções). **D-E**, e *Pamelina polonica*, **D** e **E** reconstruções, **F** holótipo, maxila esquerda em vista lateral e medial. **G-I** *Icarosaurus siefkeri*, **G** e **H** reconstruções, **I** holótipo. **A**, **B**, **D**, **E**, **F**, **G**, **H**. Retirados e modificados de Evans (2009); **C**. Retirado e modificado de Stein *et al.* (2008), **I**. Retirado de: [www.geol.umd.edu](http://www.geol.umd.edu). Escala em **A**, **B**, **D**, **E**, **F**, **G**, **H**, 1mm. Em **C**, 50mm. **I** sem escala na figura original.

<sup>22</sup> A figura 14C, na fonte de onde foi retirada (STEIN *et al.*, 2008) é mencionada como reconstrução de *Kuehneosuchus*. Porém quando comparada com a reconstrução figurada em Colbert (1970) de *Kuehneosaurus latus*, seja basicamente a mesma. Não se achou mais imagens de *Kuehneosuchus*.



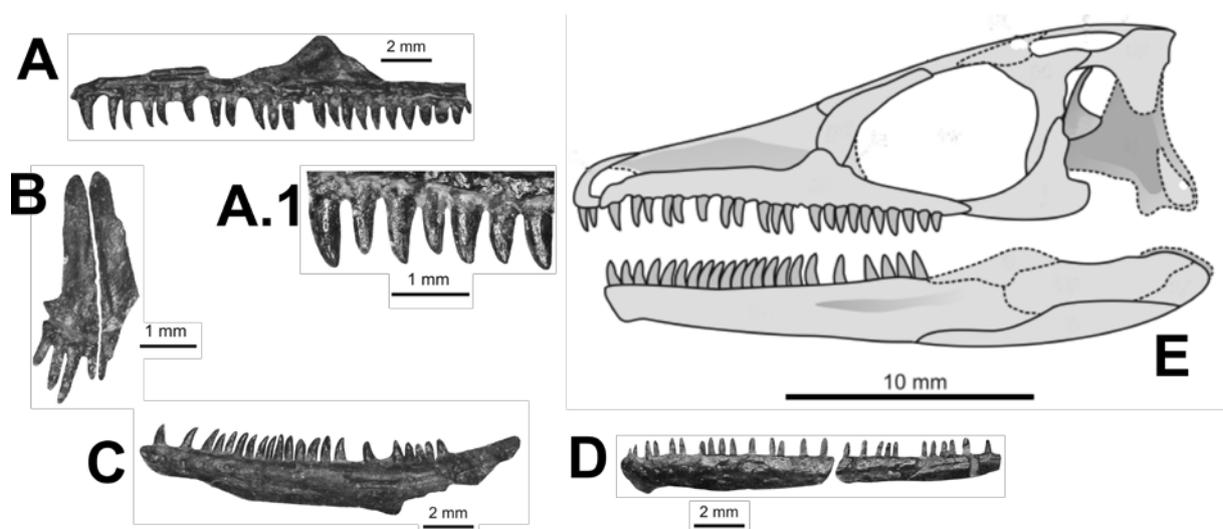
**Figura 53.** *Sophineta cracoviensis*. **A-B**, reconstrução do crânio, A, vista dorsal; B, vista lateral. **C-D**, holótipo, maxilar esquerdo; C, vista lateral; D, medial. Escalas 1 mm. Retirado e modificado de Evans e Borsuk-Bialynicka (2009).

*Cartaredens isaaci* Spencer & Storrs, 2002, é um lepidossauomorfo (Figura 54) do Mesotriássico (Anisiano) da Formação Otter Sandstone (Inglaterra), descrito a partir de um dentário direito com seis dentes incisiformes, três dentes cônicos posteriores, um fragmento de dentário direito e um fragmento de maxilar esquerdo. Este táxon foi considerado como um Lepidosauomorpha devido à presença de um canal de Meckel restrito e um processo facial do maxilar bem desenvolvido (SPENCER; STORSS 2002). Cabe mencionar que antes de ser considerado um lepidossauomorfo, *Coartaredens isaaci* foi considerado inicialmente como um Rhynchocephalia e, posteriormente como um Procolophonidae (SPENCER; STORSS 2002). Embora não tenha sido avaliado novamente, alguns autores se referem a este táxon como um Diapsida basal (e.g., BENTON 2011).



**Figura 54.** *Coartaredens isaaci*, holótipo **A-B**, dentário direito. **A**, vista lateral; **B** vista medial. Escala: 2 mm. Retirado e modificado de Spencer e Storrs (2002).

*Fraxinisaura rozynekae* Schoch & Sues, 2018, é um lepidossauomorfo (Figura 55) do Mesotriássico (Ladiniano) da Formação Erfurt (Alemanha), descrito a partir do holótipo, que consiste em um esqueleto parcialmente completo e desarticulado, incluindo parte do crânio, e em material de referência que consiste em um conjunto de ossos atribuídos a crânio e pós-crânio. Este táxon foi considerado como um Lepidosauomorpha devido à presença do forame ectepicondilar e a dentição com implantação pleurodonte. Nas análises filogenéticas realizadas por Schoch e Sues (2018) para testar sua posição filogenética, geralmente cai dentro do grupo, como táxon-irmão de *Marmoretta*.

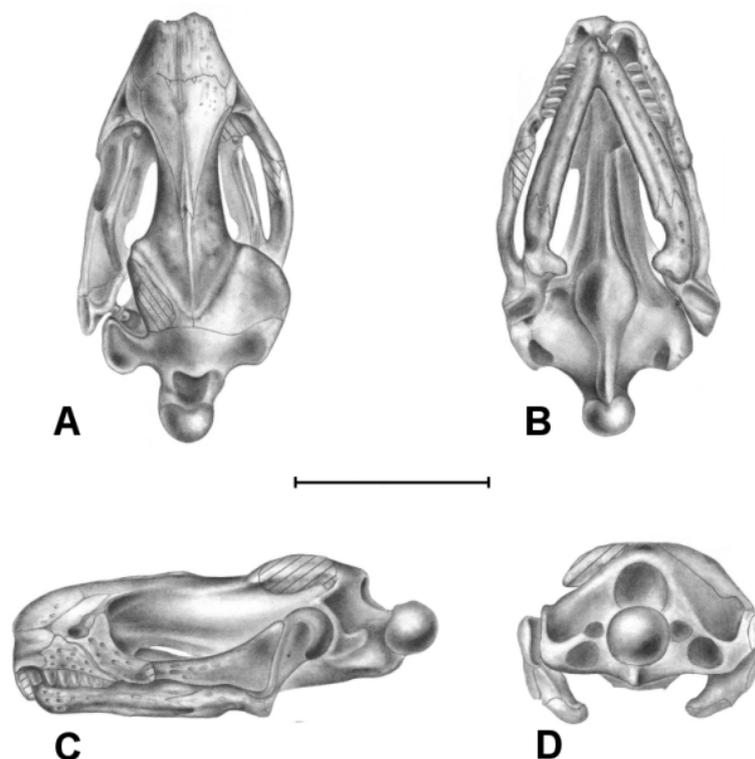


**Figura 55.** *Fraxinisaura rozynekae* holótipo A-D, A,Maxilar direito (Holótipo), A.1, detalhe do maxilar direito; B, Premaxilas articuladas; C, Dentário direito; D, Dentário esquerdo; E, Reconstrução em vista lateral. Retirado e modificado de Schcoch e Sues (2018).

Em 2010, Bonaparte e colaboradores descreveram *Cargninia enigmatica*, um Lepidosauomorpha brasileiro representado por um fragmento de dentário esquerdo (Figura 8) proveniente do afloramento Linha São Luiz (Noriano) (Figura 16), em Faxinal do Soturno, Rio Grande do Sul. Apesar de suas relações filogenéticas serem pouco claras, os autores relacionaram este exemplar com os Kuehneosauridae (BONAPARTE *et al.*, 2010), em particular com o gênero *Icarosaurus*. Sobre este exemplar se falará mais adiante na seção 4.3.3.3.

Por último, outro registro que ainda se considera como Lepidosauomorpha, mas com posição dentro do grupo ainda incerta, é *Tamaulipasaurus morenoi* Clark & Hernandez, 1994 (Figura 56). Foi achado na Formação La Boca, em Tamaulipas, México. O registro é formado por um sincrânio sem a parte da extremidade anterior do rostro (holótipo) e mais dois materiais de referência, outro sincrânio e um neurocrânio. Semelhantemente ao presente nos membros de Kuehneosauridae, *Tamaulipasaurus* é uma forma especializada, pois o crânio apresenta características similares aos escavadores, como as anfisbenas e os dibamídeos. *Tamaulipasaurus* compartilha algumas sinapomorfias de Lepidosauomorpha, como o entalhe lateral do quadrado e a ausência do pós-parietal (CLARK; HERNANDEZ, 1994). Mas, por outro lado, o táxon também apresenta caracteres considerados por Laurin (1991) e Carroll e Currie (1991) como típicos de arcossauromorfos, como: (1) pré-maxilas alongadas, separadas da maxila pelas narinas; (2) narinas externas fechadas na linha média; (3) forame parietal reduzido e, (4) ausência do canal notocordal (CLARK; HERNANDEZ, 1994). Esse conjunto de características dificulta a determinação de afinidades para esse táxon, embora a maioria dos autores aponte que ele integre os Lepidosauomorpha (CLARK; HERNANDEZ, 1994; EVANS; JONES, 2010; REYNOSO; CRUZ, 2014). Na análise filogenética desenvolvida simultaneamente à sua descrição, *T. morenoi* posicionou-se como táxon-irmão de Lepidosauria ou de Squamata (CLARK; HERNANDEZ, 1994). Recentemente, Reynoso e Cruz (2014) retomaram a ideia apresentada na dissertação de Reynoso (1996), em que *T. morenoi* é um Lepidosauomorpha e taxón-irmão de *Ardeosaurus*, *Eichstattisaurus* e *Bavarisaurus* + Squamata (REYNOSO; CRUZ, 2014). Após a revisão feita por

Simões *et al.* (2016) acerca dos *taxa Ardeosaurus* e *Eichstaettisaurus*, que os inclui em Gekkomorpha, seria interessante incluir de novo *Tamaulipasaurus* em uma análise. Por enquanto as evidências apontam que *T. morenoi* é um lepidossauromorfo, embora não se tenha certeza sobre sua posição dentro do grupo.



**Figura 56.** *Tamaulipasaurus morenoi*, sín-crânio (holótipo). **A**, vista dorsal; **B**, vista ventral; **C**, vista lateral esquerda; **D**, vista occipital. Escala: 1 cm. Retirado e modificado de Clark e Hernandez (1994).

Os gêneros *Megachirella* e *Marmoretta* têm causado dúvidas sobre sua posição filogenética (Quadro A1). Os diversos trabalhos em que são descritos (e ou revisados) e/ou incluídos dentro das análises filogenéticas, têm mostrado diferentes resultados, sendo consensual apenas considerá-los dentro de Lepidosauromorpha. Estes dois gêneros serão abordados adiante (seção 4.3.2.) na discussão sobre as origens de Squamata.

Por fim, deve-se citar *Saurosternon bainii* Huxley, 1868 que, antes da descrição de *Paliguana*, era considerado o táxon mais antigo de Lepidosauromorpha. Inicialmente as dúvidas sobre sua posição filogenética foram geradas por este ser conhecido por um esqueleto sem crânio e sem parte da cauda. Mesmo assim, alguns autores o consideravam um Lepidosauromorpha (e.g., JONES, 2010; GAUTHIER; ESTES, DE QUEIROZ,

1988) por apresentar a fusão astrágalo-calcâneo. No entanto outros autores não têm recuperado este resultado em análises filogenéticas (JOYCE; WERNEBURG, LYSON, 2013). Nas filogenias mais recentes (*e.g.*, MÜLLER, 2004; EZCURRA; SCHEYER, BUTLER, 2014) ele tende a cair fora de Lepidosauomorpha, fazendo parte dos Neodiapsida não-Sauria.

Assim, a partir do registro fóssil, pode-se estabelecer que a amplitude estratigráfica dos lepidossauromorfos não-lepidossauros vai do Triássico Inferior até o Jurássico Médio (Quadro A2), e as localidades onde têm sido achados os lepidossauromorfos representam, principalmente, ambientes de depósitos do tipo flúvio-lacustres seguidos por ambientes lacustres e fluvias, e, em menor representatividade, áridos (Quadro A2).

Como foi brevemente exposto, determinar a origem dos lepidossauromorfos a partir do registro fóssil tem se mostrado uma tarefa complicada, em boa parte pelo escasso registro, que muitas vezes é fragmentado ou mal preservado (EVANS 2003; EVANS; JONES 2010). Se considerarmos o tempo da divergência entre Archosauomorpha e Lepidosauomorpha a partir de relógios moleculares, sugerido entre 255,9 Ma e 295,9 Ma (BENTON *et al.*, 2015), ou com base em filogenias morfológicas que sugerem o intervalo entre o Mesopermiano e o Neopermiano (EZCURRA; SCHEYER, BUTLER, 2014; JONES *et al.*, 2013) para a origem do grupo, os primeiros lepidossauromorfos teriam sobrevivido à extinção do final do Permiano, ajudados, talvez, por seu pequeno tamanho e suas baixas demandas energéticas, e irradiando-se rapidamente pelos degradados ecossistemas do Eotriássico (EVANS; JONES 2010). Cabe lembrar, porém, que não há no registro fóssil permiano qualquer material atribuído, com certeza, a algum Lepidosauomorpha. Por último, o registro sul-africano de *Paliguana* parece indicar que o grupo Lepidosauomorpha poderia ter tido uma origem no sul da Pangeia (Gondwana), dispersando-se e diversificando-se para o norte a partir daí, pois a maioria dos registros subsequentes tem uma distribuição mais Laurásica. Mas vale lembrar que como assinalado por Evans (2003) isso pode estar refletindo um tendenciamento por viés de coleta relacionado com o tempo de desenvolvimento da paleontologia no hemisfério norte em contraste com o hemisfério sul, no qual foi mais tardio.

#### **4.3.2. Registro fóssil e origem de Lepidosauria.**

Com base no registro fóssil mais antigo podemos estabelecer a amplitude estratigráfica para Lepidosauria, desde o Triássico Médio até a atualidade, já que os dois registros mais antigos povem dessa época. O mais antigo poderia corresponder *Megachirella wachtleri* do Ansiano da Italia. Desde a sua primera descrição por Renesto e Posenato (2003) sempre houve dúvidas sobre sua posição filogenética (Quadro A1). Recentemente Simões *et al.* (2018) fizeram uma revisão anatômica do material em conjunto com uma análise filogenéticas. Nos resultados, os autores encontraram que este táxon se posiciona como um *stem*-Squamata. Já o segundo registro de Lepidosauria correponde às mandíbulas de Vellberg, atribuídas ao rincocefálio *Diphydontosaurus*, da Formação Erfurt (sul da Alemanha), com uma datação entre 239 e 249 Ma, o que corresponde ao Ladiniano (JONES *et al.*, 2013).

O taxón indiano *Bharatagama*, com uma idade Toarciana-Aaleniana (Jurássico Inferior/Médio) da Formação Kota, era considerado por vários autores como uns dos prováveis registros de Squamata mais antigos (EVANS; PRASAD; MANHAS, 2002; EVANS, 2003). Entretanto, isso mudou após a revisão de *Megachirella wachtleri* por Simões *et al.* (2018), que sugerem que o referido táxon seja o Squamata mais antigo. Além disso, Conrad (2017) no trabalho de descrição do escamado jurássico *Schoenesmahl dyspepsia*, realizou uma análise filogenética, introduzindo pela primeira vez *Bharatagama* em uma matriz. Os resultado de Conrad (2017) apontam que *Bharatagama* seria um Sphenodontia não-Eusphenodontia. Diante desses dois estudos, *Bharatagama* não é mais considerado o registro mais antigo de Squamata (Quadro A1).

Antes dos dois estudos acima mencionados, se considerava a existência de um gap temporal entre o registro mais antigo de Rhynchocephalia e o mais antigo de Squamata. Ademais, as formas com características mais basais destes grupos eram de idades mais jovens que os registros mais antigos. No caso dos rincocefálios teríamos a *Gephyrosaurus bridensis*, um rincocefálio do Neotriássico, Retiano, apresentado características mais basal, enquanto o registro mais antigo está representado por as “Vellberg Jaws” (cf.

*Diphydontosarus* sp.) também do Neotriássico, mas Landiano (Quadro A3). E no caso *Huehuecuetzpalli mixtecus*, um Squamata do Eocretáceo, apresentando características mais basais, enquanto *Bharatagama* era considerado o mais antigo squamata. Nesse contexto, postulava-se que a divergência entre Rhynchocephalia e Squamata deveria ter acontecido entre o Eotriássico e o Mesotriássico. Por exemplo, Jones *et al.* (2013) calcularam a data da divergência Rhynchocephalia-Squamata, obtendo como resultado uma média de 240.8 Ma (início do Ladiniano, Triássico Médio). Deste modo, ambos os grupos teriam sobrevivido depois da extinção do fim do Triássico e continuado sua diversificação durante o Mesozoico, mas com certas diferenças em suas histórias evolutivas (EVANS; JONES 2010).

Já o novo contexto, após a contribuição de (Simões *et al.*, 2018), sugere que os lepidossauros tiveram uma origem aproximadamente há 269 Ma atrás, no Mesopermiano. Assim, a divergência Archosauromorpha-Lepidosauromorpha deveria corresponder ao Eopermiano, próximo ao ímite inferior de 295,9 Ma mencionado pelo Benton *et al.* (2015) a partir dos dados moleculares. Simões *et al.* (2018) estimam que a presença mais antiga dos *stem*-Squamata estaria em torno do limite Permo-Triássico (aproximadamente há 257 Ma) e a presença dos *crown*-Squamata, no Neotriássico (aproximadamente há 206 Ma). Assim complementando o sugerido anteriormente, várias linhagens de lepidossauros (incluindo Lepidosauria e seus dois grandes grupos) teriam surgido ao longo do Permiano, e só algumas destas linhagens teriam sobrevivido à extinção do final do Permiano, diversificando-se ao longo do Mesozoico.

### ***Registro fóssil de Rhynchocephalia***

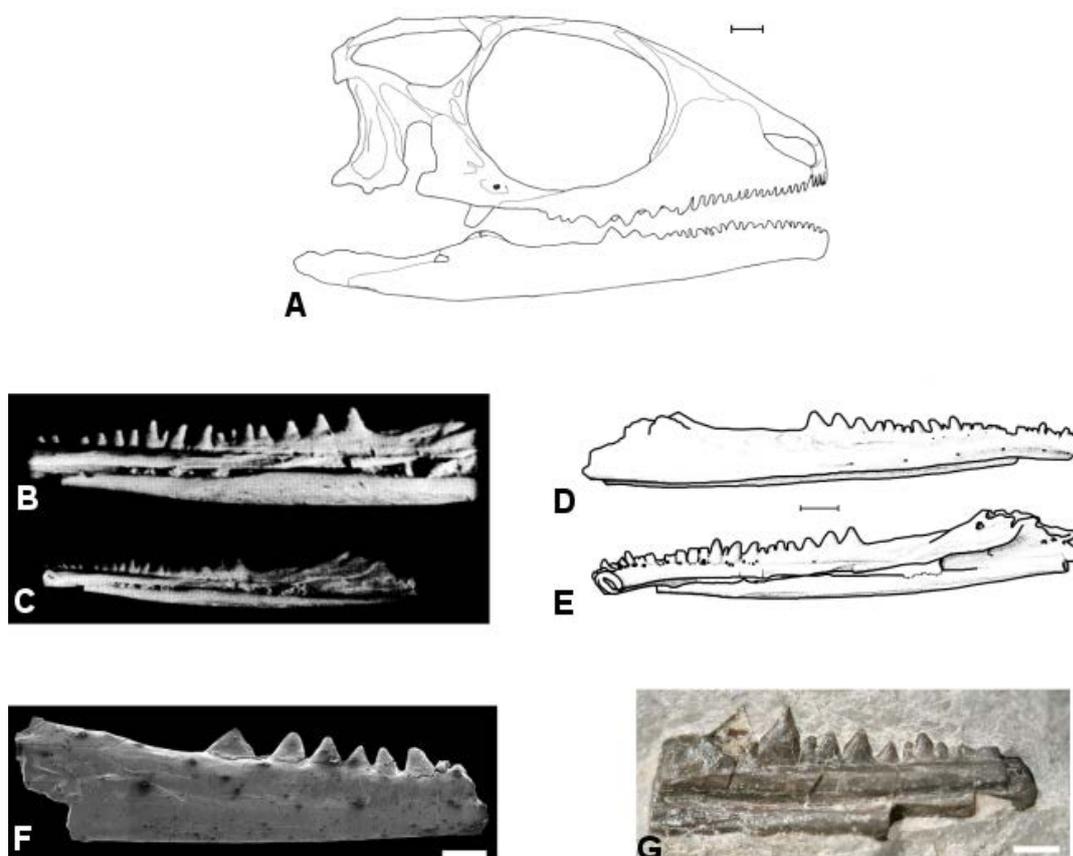
A amplitude estratigráfica de Rhynchocephalia vai do topo do Triássico Médio (Ladiniano) até a atualidade (APESTEGUÍA; GÓMEZ, ROUGIER, 2012; EVANS; PRASAD, MANHAS, 2001; RAUHUT *et al.*, 2012; JONES *et al.*, 2013). O seu registro fóssil conta com mais de 50 *taxa* (Quadros A3 e A4), os quais foram os componentes mais abundantes das faunas de microvertebrados durante o Triássico e o Jurássico (EVANS; JONES, 2010; RAUHUT, 2012),

formando um grupo cosmopolita e bem diversificado (EVANS; PRASAD, MANHAS, 2001; EVANS; JONES, 2010). As formas do Triássico eram pequenas (15-35 cm de comprimento) e com dentição acrodonte e pleurodonte; já para o Jurássico e Cretáceo os rincocefálios incluíam pequenos animais terrestres até formas marinhas de 1,5 m de comprimento (POUGH; HEISER, McFARLAND, 1999). Também os diferentes grupos apresentavam distintos tipos de dieta, desde insetívoros até herbívoros (JONES 2008; POUGH; HEISER, McFARLAND, 1999; EVANS; JONES, 2010; BENTON, 2005). Ao final do Cretáceo os rincocefálios declinaram, talvez pela radiação de pequenos mamíferos e de pequenos Squamata, embora ainda esteja em discussão qual poderia ter sido a causa (EVANS; JONES, 2010; APESTEGUÍA; GÓMEZ, ROUGIER, 2012).

A maior parte do registro fóssil dos rincocéfálios está composta por mandíbulas (completas e fragmentos delas), assim como crânios, mas em menor quantidade (REYNOSO, 2003) (Quadro A4). Existem muitos gêneros descritos com base só em mandíbulas (FRASER, 1988), sendo a morfologia dentária um dos critérios principais de classificação sistemática. É importante mencionar que a dentição está intimamente relacionada com o hábitat e os hábitos alimentares (FRASER, 1988), nem sempre refletindo sinal filogenético nos rincocefálios. Entretanto, o desgaste dos dentes pode ser um *proxy* do estágio ontogenético. Com base nisso, a maioria do material fóssil é reconhecida como pertencente a organismos adultos e há somente alguns juvenis representados por mandíbulas (REYNOSO, 2003).

O registro mais antigo conhecido são as “Vellberg jaws” da Formação Erfurt, no Sul da Alemanha, datada em 239-249 Ma (Ladiniano). Este material foi referido ao gênero *Diphydontosaurus* (JONES *et al.*, 2013) e está constituído por dois dentários incompletos: (1) Um fragmento de dentário bem preservado e sem a região da sínfise nem a posterior, apresenta seis dentes lateralmente comprimidos acrodontes. Um canal de Meckel aberto está localizado entre a fileira dos dentes e a margem ventral do dentário (Figura 57 F); (2) Um fragmento de dentário, não tão bem preservado, sem a porção mais anterior. Apresenta dois dentes acrodontes, além de um par de dentes com uma implantação ligeiramente pleurodonte. A extremidade anterior é

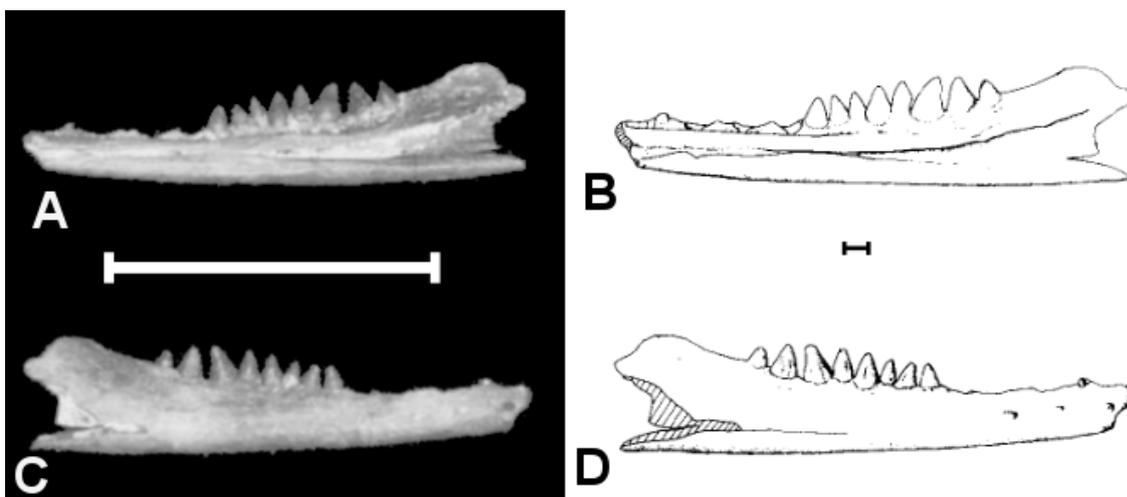
arredondada e provavelmente representa parte da região da sínfise (Figura 57 G). Em ambos os espécimes existe uma plataforma subdental na face lingual, como base da fileira dos dentes, o que diminui posteriormente. Postula-se que estes espécimes pertençam ao clado Rhynchocephalia por apresentarem as seguintes características: uma expansão do coronoide; presença de uma plataforma subdental anterior; dentes anteriores marginais com uma lenta substituição (sem espaços e *pits* de substituição, mas com a presença de desgaste); dentes marginais posteriores sem substituição dentária; dentes posteriores acrodontes (JONES *et al.*, 2013).



**Figura 57.** *Diphydontosaurus*. **A.** Reconstrução do crânio de *Diphydontosaurus avonis* em vista lateral. **B-E** Mandíbula direita de *D. avonis*, holótipo, **B.** detalhe do dentário, **C-D** espécime completo. **B,C,E** em vista medial, **D** vista lateral. **F-G** "Vellberg Jaws" c.f. *Diphydontosaurus*. **F** Dentário direito em vista lateral; **G** Dentário esquerdo, em vista medial. Escalas 1mm. Figuras retiradas e modificadas de **A-E** Whitside (1986); **F-G** Jones *et al.* (2013).

*Gephyrosaurus bridensis* Evans, 1980 (Figura 58), provém do EoJurássico (provavelmente Hettangiano) da localidade Pant Quarry, South Glamorgan, País de Gales. O holótipo é um dentário direito (Figura 58), e como material de referência há vários ossos isolados do crânio. Inicialmente foi reconhecido

como um Eosuchia (sensu Evans 1980). Gauthier, Estes e De Queiroz (1988) foram os primeiros a propor que *Gephyrosaurus* seria o táxon-irmão dos outros Rhynchocephalia. Apesar de *Gephyrosaurus* apresentar uma dentição pleurodonte, há várias características diagnósticas que o incluem dentro dos Rhynchocephalia como: (1) lenta substituição dentária dos dentes posteriores; (2) uma fileira lateral alongada de dentes no palatino; (3) desenvolvimento de um mecanismo propalinal da mandíbula; (4) uma alongamento do dentário para sustentar os outros ossos da mandíbula (EVANS, 2003).



**Figura 58.** *Gephyrosaurus bridensis*, holótipo. **A-B**, vista medial; **C-D**, vista lateral. Escala em A e C, 1 cm, em B e D, 1 mm. Retirado e modificado de Evans (1980).

Outro táxon que apresenta características basais, é *Diphydontosaurus avonis* Whiteside, 1986, do Neotriássico (Retiano) da localidade Tytherington Quarry, South Gloucensterishiere, Inglaterra. O seu registro está também configurado por uma série de ossos isolados de crânio, sendo o holótipo um dentário direito (Figura 57 B-E). Assim como *Gephyrosaurus*, também possui dentição pleurodonte, e entre as características que foram observadas que posicionam *Diphydontosaurus* dentro de Sphenodontia estão: (1) maxilar com dentes acrodontes que alternam seu tamanho; (2) dentário com séries de dentes acrodontes que também alternam o tamanho; (3) grande forame parietal; (4) processo posterior do jugal longo; (5) quadrado fixo; (6) presença de um quadrado-jugal; (7) úmero com forames entepicondilar e ectepicondilar; (8) forame supracoracoide presente; (9) processo do dentário que se estende

até a fossa glenoide; (10) ausência do esplenial; (11) fenestra tiroide presente.

Finalmente, entre as características consideradas basais compartilhadas pelos *taxa Gephyrosaurus* e *Diphydontosaurus*, estão: (1) um dentário grácil, longo e bem estreito, o que, segundo alguns autores, sugere uma dieta insetívora; (2) uma sínfise do dentário oval e plana, dividida por um sulco profundo; (3) margem ventral do dentário bastante reta; (4) uma articulação ânteroposterior alongada da mandíbula, sugerindo que poderiam apresentar um grau menor de movimento propalinal; (5) dentes simples, pequenos, cônicos, com bases ovoides, e sem flanges, cujas dimensões mesiodistal e labiolingual são similares; (6) organismos adultos com pelo menos quatro ou cinco dentes de sucessão na porção anterior do dentário; (7) ausência de um amplo e profundo canal de Meckel; (8) ausência do desenvolvimento do osso secundário (dentina secundária segundo FRASER, 1986) abaixo da fileira dos dentes do dentário; (9) várias fileiras de dentes no palatino; (10) articulação simples entre o pré-maxilar e o maxilar, envolvendo só uma pequena sobreposição deles; (11) nasais relativamente estreitos; (12) projeção do coronoide baixa (SÄILÄ, 2005; JONES, 2008, 2009; APESTEGUÍA *et al.*, 2012; APESTEGUÍA; CARBALLIDO, 2014).

No Neotriássico aparecem membros do clado Eusphenodontia, sendo o registro fóssil formado por três grupos: (1) as formas “basais”, (2) o clado Clevosauridae, e (3) os Opisthodontia. Também há alguns *taxa* controversos com respeito a sua posição filogenética (*e.g. Sigmala sigmala*, da Inglaterra) (Quadro A3).

Para o Neotriássico da Laurásia observa-se o seguinte padrão: enquanto na Euramerica ocorrem formas basais, como por exemplo, *Diphydontosaurus*, *Planocephalosaurus*, *Paleollanosaurus* e *Whitakersaurus*, somente na Europa ocorrem registros da família Clevosauridae (APESTEGUÍA *et al.*, 2012), representada pelos três gêneros até agora conhecidos (*Clevosaurus*, *Bachyrhinodon* e *Polysphenodon*). No caso dos Opisthodontia o registro só provém da Inglaterra, representado por *Fraserosphenodon latidens* (FLORES-HERRERA *et al.*, 2018). O outro registro inglês é *Pelecymala*, o qual seria o táxon-irmão dos Opisthodontia + *C. latidens*, segundo os resultados da análise

de Hsiou *et al.* (2015). No entanto, *Pelecymala* junto com o já mencionado *Sigmala* são considerados por alguns autores, como *taxa* controversos (e.g. APESTEGUÍA *et al.*, 2012) (Quadro A3). Por exemplo, nos resultados de Herrera- Flores *et al.* (2018), *Pelecymala* cai fora dos Eusphenodontia. No caso do Gondwana, temos o clado Clevosauridae no Brasil e na Índia, e o Opisthodontia *Sphenotitan leyesi* na Argentina (APESTEGUÍA *et al.*, 2012; MARTÍNEZ *et al.*, 2013).

Apesteguía *et al.*, (2012) observam para o Neotriássico a presença de dois grandes grupos de rincocefálios: os Sphenodontia não-Eusphenodontia (formas “basais”) e os Clevosauridae, assim como as formas relacionadas com eles. Apesteguía *et al.* (2012) concluíram que a presença destes dos dois grupos indicaria uma divergência no início das histórias evolutivas das principais linhagens dos Rhynchocephalia. Na atualidade, a partir dos novos registros e as consequentes novas análises filogenéticas, podemos reconhecer um terceiro grupo mais derivado, os Ophistodontia e as formas a ele relacionadas. A presença dos Opistodontia para este período abre a possibilidade de se pensar que além de uma rápida diversificação dentro de Clevosauridae, também começaram a diversificar-se cedo outros grupos mais derivados, reforçando a visão de Jones *et al.* (2003) sobre a rápida diversificação de Rhynchocephalia durante o Eotriássico e o Mesotriássico.

Ao longo do Jurássico, além serem ainda encontradas formas presentes no Triássico, se observa um incremento e uma diversificação de formas dentro de Eusphenodontia e Neosphenodontia (APESTEGUÍA *et al.*, 2012), o que é refletido na ocupação de diferentes hábitats e na aquisição de diferentes dietas entre as espécies que conformam o grupo. No entanto, a maioria dos registros ainda procede da Laurásia (Quadro A3).

No início do Eojurássico (Hettangiano-Sinemuriano) na Laurásia, é evidente a dominância do clado Clevosauridae, e a ausência de outras formas de euesfenodontes. Apesar de bem diversificado, Clevosauridae só está representado pelo gênero *Clevosaurus*, no entanto com diversas espécies dispersadas através do País de Gales, Canadá e China. Além dos Clevosauridae, no País de Gales encontra-se *Gephyrosaurus bridensis*, a

forma mais basal de Rhynchocephalia até agora conhecida (Quadro A3).

Na segunda metade do Eojurássico (Pliensbachiano-Toarciense) Clevosauridae deixa de ser o grupo dominante, contando com só um registro para a Formação La Boca (México) (REYNOSO; CRUZ 2014). Nesta mesma formação ocorrem diversos rincocefálios que estão dentro ou mais próximos a Sphenodontinae (APESTEGUÍA; GÓMEZ, ROUGIER, 2012). A Formação La Boca é a unidade que porta a maioria dos registros para este intervalo de tempo. Entre eles podemos destacar *Sphenovipera jimmysjoyi*, que foi interpretado como um organismo provavelmente venenoso (REYNOSO, 2005). Na Alemanha, também se encontra presente uma forma derivada de hábito marinho, *Palaeopleurosaurus* da Formação Posidonia Shale (APESTEGUÍA *et al.*, 2012) (Quadro A3). No que se refere ao Gondwana, no início do Eojurássico, existe um único registro de um *Clevosaurus*, só identificado ao nível de gênero, na África do Sul. Já para a segunda metade do Eojurássico há dois registros de formas basais de Rhynchocephalia, *Rebbanasaurus jaini* e *Godavarisaurus lateefi* na Formação Kota, na Índia (Quadro A3).

O registro mesojurássico de rincocefálios é quase nulo. Na Laurásia ocorrem poucos fragmentos de afinidade taxonômica incerta, achados na Inglaterra segundo Evans (1992 *apud* APESTEGUÍA *et al.*, 2012). No Gondwana, o único registro é o *Sphenocondor gracilis* da Formação Asfalto, na Argentina. Quando este táxon foi descrito, e sua posição filogenética foi testada, ele caiu junto a *Godavarisaurus* (gênero eojurássico da Formação Kota, Índia). Devido a isso, Apesteguía *et al.* (2012) sugeriram que ambos conformariam um clado basal gondwânico, que poderia ser consequência de um segundo processo de diversificação durante o Eojurássico, que teria acontecido de maneiras separadas em cada região (norte e sul) (Quadro A3).

Para o Neojurássico (Kimmeridgiano-Tithoniano), só se tem registros Laurásicos, encontrados unicamente na Euramérica (EUA, França e Alemanha) formados unicamente por *taxa crown*-Sphenodontia (APESTEGUÍA *et al.*, 2012), pertencentes tanto a Sphenodontinae quanto a Opisthodontia (Quadro A3), e com uma clara diversidade estabelecida em termos de hábitos e dietas.

Durante o Cretáceo, pouco mais da metade dos registros são de distribuição gondwânica. Dentro dos Opisthodontia aparecem os primeiros membros do grupo Eilenodontinae. No início do Eocretáceo temos só um gênero com distribuição Gondwanica durante o Barresiano do Marrocos, o *Tingitana anouale*, espécie que tem sido relacionada com os opisthodontias (EVANS; SIGOGNEAU-RUSSELL 1997). Depois deste, os seguintes achados são provenientes do fim do Eocretáceo (intervalo Berremiano-Albiano), com uma distribuição principalmente Euroamericana (EUA, México e Itália). Entre eles estão representados membros tanto dos Sphenodontinae, como dos Eilenodontines. De distribuição gondwânica só há um gênero deste último grupo, *Priosphenodon minimus*, proveniente da Argentina.

Para o Neocretáceo, até agora, só há registros gondwânicos, quase todos procedentes da Argentina. Em sua maioria, pertencem ao grupo dos Opisthodontia, e dentro deste grupo aos Eilenodontinae. No Brasil, recentemente novos materiais foram coletados procedentes da Formação Adamantina, e preliminarmente identificados como Rhynchocephalia (HSIOU *et al.*, 2016).

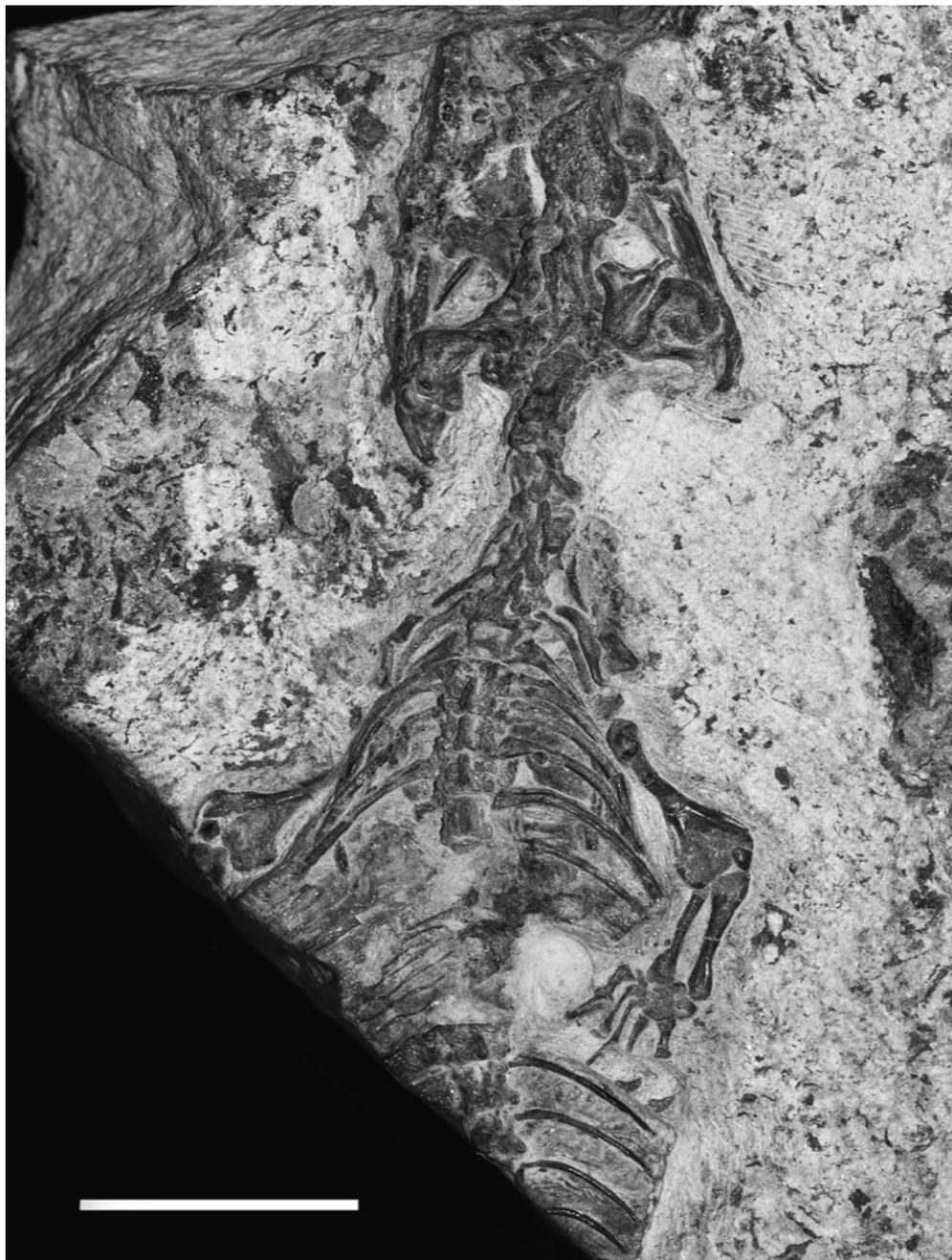
Com respeito aos ambientes deposicionais das localidades mesozoicas portadoras de fósseis de Rhynchocephalia, observa-se que a maioria foi interpretada como ambiente lacustre, e, secundariamente, fluvial-lacustre (Quadro A3). Ao efetuar uma comparação dos ambientes por período, temos que durante o Triássico, estes tem predominância das as fissuras preenchidas (*fissure-fillings*) e logo estão quase divididos na mesma proporção entre fluviais, lacustres. Para o Jurássico, apesar de predominar o ambiente lacustre, durante o Eojurássico os principais locais de preservação são as fissuras preenchidas, e ambientes flúvio-lacustres. No Mesojurássico, o principal ambiente de preservação foi também o flúvio-lacustre, e finalmente para o Neojurássico o ambiente lacustre predomina. Cabe destacar que durante este período, em cinco localidades consideradas Lagerstätten, ocorrem registros de rincocéfalios (Fm. Solnhofen, Fm. Canjuers, Fm. Mörnsheim, Fm. Cerin e Fm. Posidonia Shale). Por último durante o Cretáceo os ambientes lacustre é o fluvial-lacustre são os predominates; só uma localidade Lagerstätten do Cretáceo é portadora de rincocefálios (Fm. Tlayua) (Quadro A3).

### **Registro fóssil de Squamata (com ênfase nos “lagartos”)**

O registro fóssil de Squamata é quase nulo para o início do Mesozoico. Se tem um possível registro de *stem*-Squamata para o Triássico e, depois, os achados datam do Jurássico, embora mesmo para este período continuem sendo escassos (Quadro A5). Finalmente no Cretáceo, o grupo já se encontra bem representado (EVANS, 2003). Provavelmente, isso pode estar relacionado com o tamanho dos escamados, que, com algumas exceções, costumam ser pequenos, além de apresentarem esqueletos gráceis, motivo pelo qual se tem sugerido que o ambiente ótimo para a sua preservação é um ambiente deposicional de baixa energia e sedimentação fina (EVANS, 2003). Apesar de o tamanho dos rincocefálios ser também pequeno, necessitando, portanto, de ambientes sedimentares similares para a sua preservação, eles são mais robustos que os dos escamados. Isso reflete no fato de que a maioria dos fósseis encontrados do Eotriássico ao Jurássico corresponde a esqueletos de rincocefálios. Provavelmente, devido à fragilidade dos seus esqueletos, grande parte do registro fóssil dos escamados está constituída por ossos isolados e, muitas vezes, fragmentados. Felizmente, em algumas das localidades mesozoicas onde se tem encontrado também dinossauros com penas e aves preservados em calcários finos “litográficos”, tem-se recuperado, também, esqueletos de lagartos bem preservados, geralmente completos e articulados. Exemplos destas localidades são: Solnhofen (Jurássico Superior, Alemanha), Las Hoyas (Cretáceo Inferior, Espanha), Liaoning (Cretáceo Superior, China) (EVANS, 2003) e Formação Crato, na Chapada do Araripe (Cretáceo Inferior, nordeste do Brasil).

*Megachirella wachtleri* Renesto & Ponsanto, 2003, pode ser considerado o registro fóssil mais antigo de Squamata (SIMÕES *et al.*, 2018). Provêm do Anisiano da Itália e está representado por um esqueleto articulado incompleto (Figura 59) (RENESTO; PONSANTO, 2003). Na sua descrição original, o material foi referenciado como um Lepidosauromorpha por apresentar os seguintes caracteres diagnósticos do grupo: o pós-frontal forma parte da fenestra temporal superior e perde o contato com o pós-orbital; presença de placas esternais dispostas em pares; e interclavícula com um processo posterior alongado (RENESTO; PONSANTO, 2003). Renesto e Bernardi (2014)

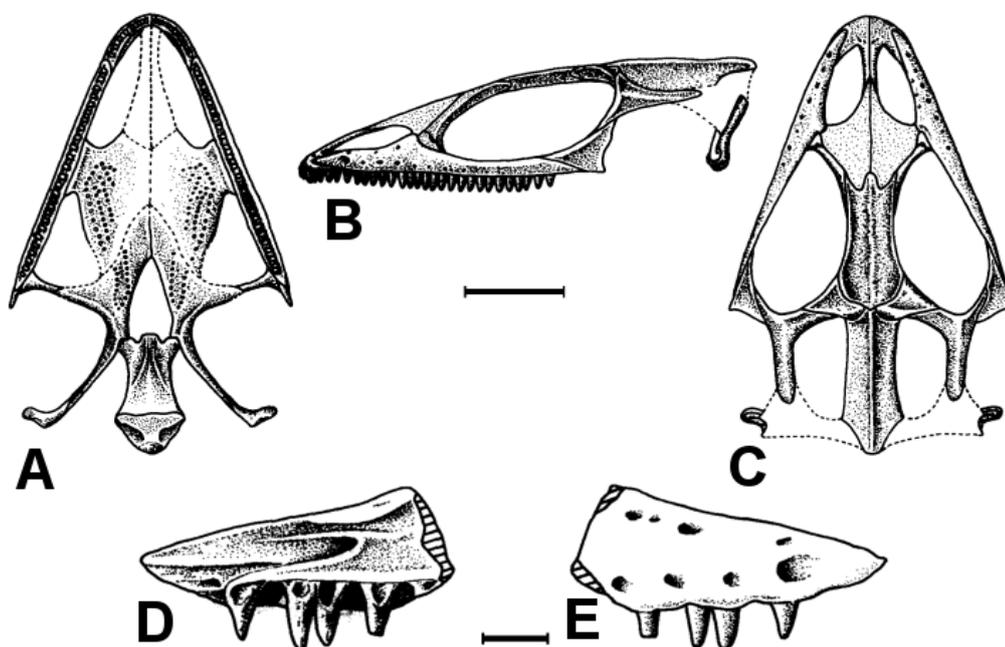
fizeram uma nova descrição de *Megachirella* e testaram suas relações filogenéticas em várias matrizes e, como resultado, obtiveram politomias com outros lepidossauromorfos, confirmando que era um Lepidosauromorpha, e que poderia se tratar do táxon-irmão de Lepidosauria. Assim mesmo, as características anteriormente mencionadas somadas a outras características como forame ectepicondilar bem desenvolvido no úmero; o centrale medial da mão duas vezes maior que o centrale lateral; e quadrado curvado em vista lateral com um proeminente entalhe lateral para suporte do tímpano são indícios de que *Megachirella* seria integrante dos Lepidosauromorpha. Inclusive, em algumas análises ele foi recuperado dentro de Lepidosauria, mais relacionado com Squamata do que com Rynchocephalia (RENESTO; BERNARDI, 2014). Recentemente Simões *et al.* (2018) fizeram uma tomografia do material, conseguindo acessar características antes não expostas, ao mesmo tempo em que confeccionaram uma nova matriz incluindo *taxa* recentes e fósseis, e dados tanto morfológicos quanto moleculares. Na sua análise filogenética, os autores obtiveram que *Megachirella* seria um *stem*-Squamata junto com *Marmoretta*, do Jurássico da Inglaterra, e *Huehuecutzpalli*, do Cretáceo do México. Assim, *Megachirella* passou a ser não só o registro mais antigo de Squamata, mas também de Lepidosauria, uma vez que é mais antigo que as “Vellberg Jaws” (Rynchocephalia) da Alemanha. As características que incluem *Megachirella* dentro de Lepidosauria, segundo Simões *et al.* (2018) são: um entalhe do quadrado bem desenvolvido; um forame ectepicondilar no úmero; e a dentição pleurodonte. Já as características que permitem identificá-lo como um Squamata são: um esquamosal trirradiado; ausência da faceta côncava articular anterior para o pó-orbital; proótico com processo alar bem desenvolvido; úmero com o côndilo radial bem desenvolvido; clavículas com uma segunda curvatura; o primeiro metacarpal apresenta uma epífise estendida em conjunto com a ausência do primeiro carpal distal (sugerindo a fusão com o primeiro metacarpal, observado em modernos Squamata). Por estas características e sua posição dentro das diferentes topologias resultantes no trabalho de Simões *et al.* (2018), pode-se considerar *Megachirrella*, por enquanto, como o registro mais antigo de Lepidosauria, e de Squamata.



**Figura 59.** *Megachirella wachtleri*, holótipo. Escala 10 cm. Retirado e modificado de Renesto e Bernardi (2014).

Na mesma análise de Simões *et al.* (2018), como foi mencionado, *Marmoretta oxoniensis* Evans, 1991 (Figura 60), do Mesojurássico da Inglaterra também foi recuperado como um *stem*-Squamata. O registro inglês é formado por vários ossos cranianos isolados, sendo o holótipo constituído por uma maxila (EVANS, 1991; MATEUS 2008). Também foi reportado para o Neojurássico de Portugal. Em algumas análises filogenéticas anteriores,

*Marmoretta* foi posicionado como táxon-irmão de Lepidosauria (EVANS, 1991); em outra filogenia, foi recuperado como táxon-irmão de *Sophineta* + Lepidosauria (EVANS; BORSUK-BIALYNICKA, 2009). Finalmente na filogenia de Schoch e Sues (2018) foi recuperado em várias das topologias resultantes como táxon-irmão de *Fraxinisaura rozinekae* (do Landiano da Alemanha) dentro de Lepidosaurmorphia. Isso é interessante, já que abre a hipótese de que, além de *Marmorreta*, *F. rozinekae* seja também um *stem-Squamata*, diminuindo o gap dentro do registro fóssil do grupo. No entanto, esta posição filogenética necessita ser melhor testada.

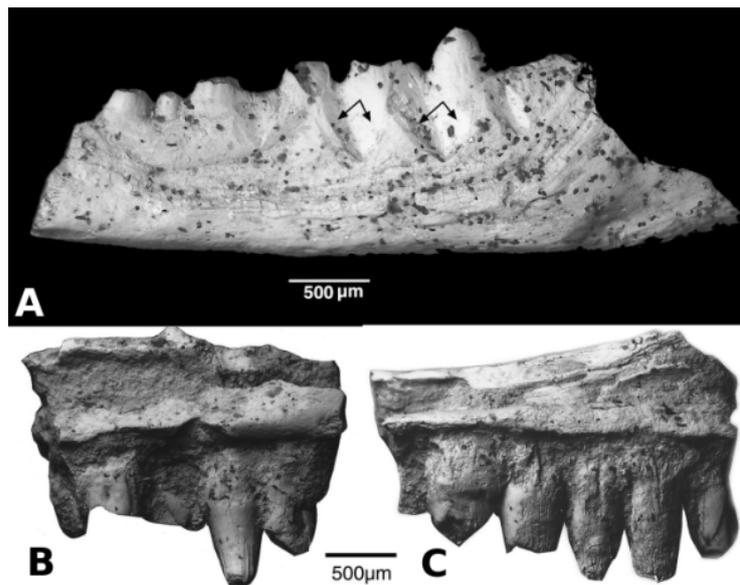


**Figura 60.** *Marmoretta oxoniensis*. **A-C** Reconstrução do crânio (escala 5 mm). **D-E** Maxila direita, holótipo, (escala 1 mm). A, visa palatal; B e E, vista lateral; C, Vista dorsal. D, vista medial. Retirado e modificado de Evans (1991).

Como já comentado, por bastante tempo, a maioria dos autores considerava como o registro mais antigo de Squamata, o táxon indiano *Bharatagama rebannensis* Evans, Prasad & Manhas, 2002, da Formação Kota, de idade, proposta entre o Toarciano e o Aaleniano (no limite entre o Jurássico Inferior e o Jurássico Médio) (EVANS; PRASAD; MANHAS, 2002; EVANS, 2003). Este táxon é conhecido por vários dentários e maxilas isoladas, geralmente fragmentados. O holótipo é um fragmento posterior de um dentário direito (Figura 61 A), sendo considerado como pertencente ao clado Acrodonta

(EVANS; PRASAD; MANHAS, 2002; EVANS, 2003), embora sua posição filogenética não ter sido testada em nenhuma análise. Conrad (2017), como já foi dito, codificou pela primeira vez *Bharatagama* dentro de uma análise filogenética, onde foi recuperado como um rincocefálio próximo a *Pleurosaurus goldfussi*, compartilhando com este uma sinapomorfia: “dentes procumbentes”. Ademais, compartilha uma sinapomorfia com um clado maior, que contem *Priosphenodon avelasi*, *Kallimodon cerinensis*, *Cynosphenodon huizachalensis* e *Sphenodon punctatus*, que é a presença de um dentes caniniformes. Finalmente, compartilha com o clado que Conrad (2017) chama de “clevosaur” radiation (provavelmente sinônimo de *Eusphenodontia sensu* Herrera-Flores *et al.*, 2017), a adição de dentes posteriores no extremo posterior da filera de dentes marginais. Apesar dos resultados obtidos, o autor reconheceu que alguns destes caracteres são plesiomórficos ou/e convergentes entre Rhynchocephalia e Squamata. No entanto Conrad (2017) não encontrou nenhum suporte que colocasse *B. rebbanensi* dentro de Squamata. Inclusive, esta situação de *Bharatagama* apresentar caracteres convergentes tanto com Rhynchocephalia quanto com Squamata (Acrodonta), que já tinham assinalado Evans, Prasad e Manhas (2002).

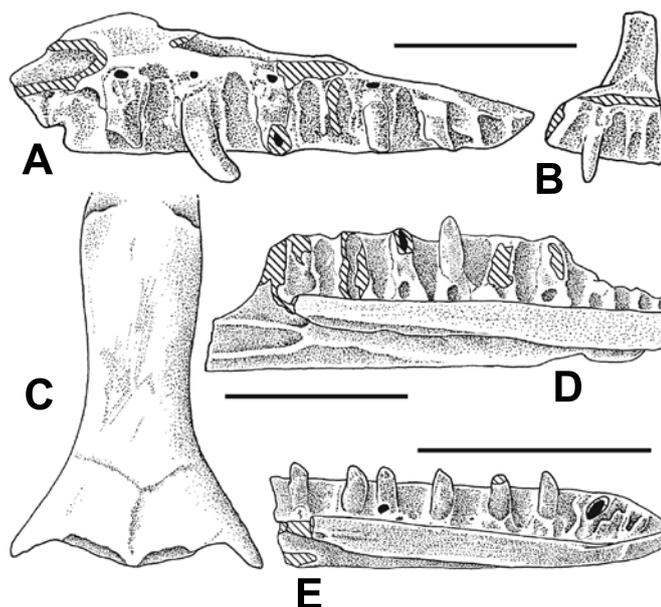
Dessa mesma formação Kota são conhecidos outros dois possíveis registros de Squamata: (1) dois fragmentos de maxilas direitas; este material só é referido como um Squamata indeterminado; (2) o táxon *Paikasisaurus indicus* Yadagiri 1986, conhecido por dois fragmentos aparentemente de dentário esquerdo com dentição pleurodonte e inicialmente considerado como um varanoideo. Evans, Prasad e Manhas (2002), ao avaliarem o material, concordam que os dois elementos referidos a *Paikasisaurus* efetivamente pertenceriam a um táxon diferente de *B. rebannensis*, podendo pertencer ao mesmo táxon indeterminado acima mencionado, ou, ainda, podendo corresponder a um terceiro táxon. Por isso *Paikasisaurus* deve ser considerado, por enquanto, como *nomen dubium* (EVANS; PRASAD; MANHAS, 2002; EVANS; 2003).



**Figura 61.** **A**, *Bharatagama rebbanensis*, vista lateral do dentário esquerdo (holótipo). **B**, processo posterior orbital da maxila esquerda. **C**, parte central da maxila ?esquerda. B e C em vista medial. Imagens retiradas e modificadas de Evans, Prasad e Manhas (2002).

Considerando *Megachirella* do Mesotriássico como o registro mais antigo de Squamata, seguido por *Marmoreta* do Mesojurássico, os seguintes registros mais antigos correspondem aos achados da localidade Oxfordshire, Kirtlington, do Mesojurássico tardio (Bathoniano) da Inglaterra, que abrangem os seguintes taxa: *Saurillodon marmorenis*, *Balnealacerta silvestres* (Figura 62 A-B), *Bellairsia gracilis* (Figura 62 C-D), *Parviraptor*<sup>23</sup>, *Oxiella tenuis* (Figura 62 E), um provável gekkota, um Paramancellodidae, e um lagarto indeterminado (RAGE, 2013). Os registros ingleses são representados por ossos fragmentados, interpretados como partes de mandíbulas (EVANS, 2003). *Bellairsia*, *Balnealacerta* e *Saurillodon* são referidos como pertencentes a Scincomorpha (EVANS, 2003; JONES, 2006b; REYNOSO, 1998; TOLLEY; TOWNSED, VENCES, 2013). Enquanto *Oxiella* é referido somente como Squamata indeterminado (EVANS, 2003). Há mais um registro para o Jurássico Médio (Calloviano), do Quirguistão, *Changetisaurus estesi*. Este é proposto como sendo relacionado a Scincomorpha ou Anguimorpha (EVANS, 2003).

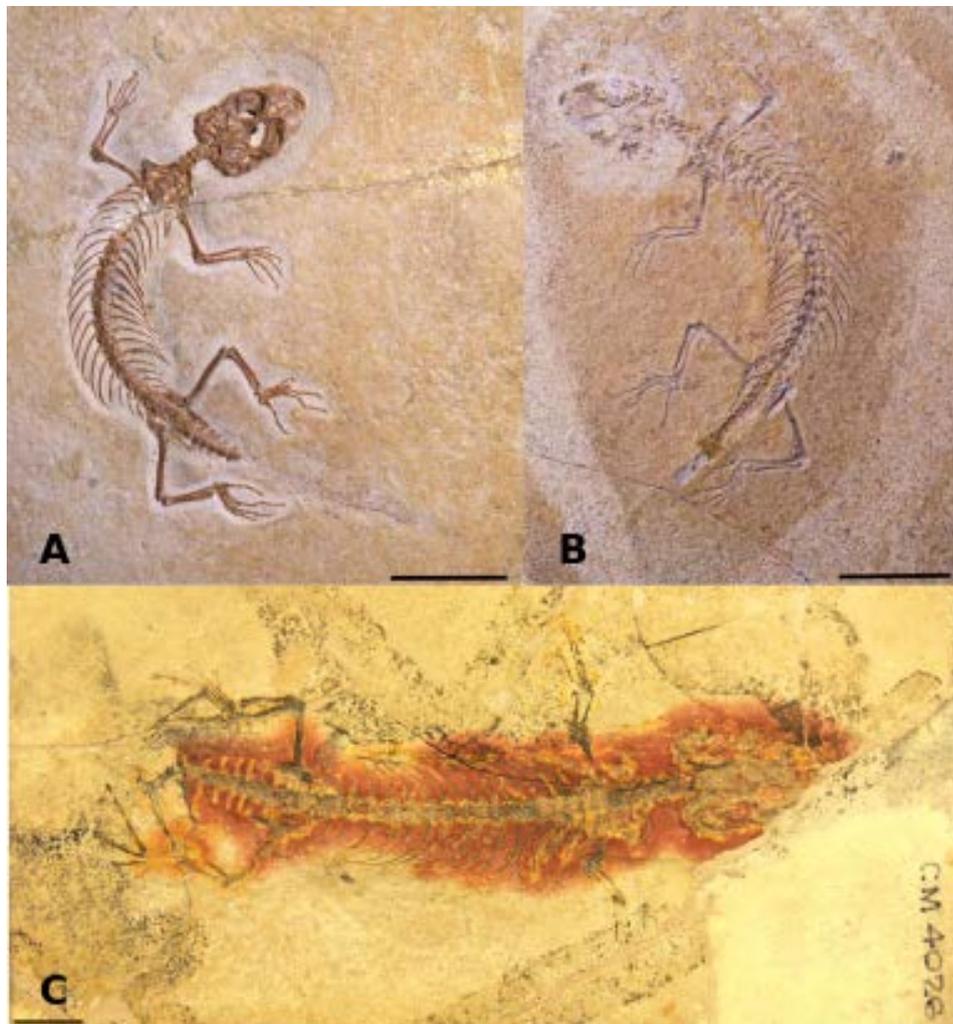
<sup>23</sup> Este táxon não está sendo discutido no corpo do texto nem foi colocado na tabela, pois embora seja um Squamata, antigamente relacionado a Anguimorpha, recentemente foi identificado por Cadwell (2015) como uma Serpente, grupo que não será abordado nesse trabalho.



**Figura 62.** Lagartos do Bathoniano de Kirtlington Inglaterra. **A-B** *Balnealacerta silvestres*, **A**, maxila direita. **B**, premaxila esquerda. **C-D** *Bellairsia gracilis*. **C**, reconstrução do frontal. **D**, dentário esquerdo. **E** *Oxiella tenuis*, dentário esquerdo. **A**, **B**, **D** e **E**, em vista lingual. **C**, em vista dorsal. Escala: 2 mm. Retirado e modificado de Rage (2013).

No Neojurássico ocorre um aumento no número de registros, existindo ocorrências em locais como Cazaquistão, França, Portugal, Inglaterra, Alemanha, China, EUA, Tanzânia, e Japão. A maioria destes registros está relacionado a Scincomorpha ou à menos inclusiva Paramacellodidae (*sensu* Carroll 1988 clado incluído em Scincomorpha). Da Europa também são provenientes *Ardeosaurus* (Figura 63C), *Bavarisaurus*, *Eichstaettisaurus* (Figura 63 A-B), *Schoenesmahl* e *Palaeolacerta*, todos provenientes dos calcários de Solnhofen na Alemanha, com idade entre Kimmeridgiano e Tithoniano. Inicialmente, estes *escamados de Solnhofen* foram relacionados a Gekkota (DAZA; BAUER, SNIVELY, 2013, CONRAD, 2017), contudo, estudos mais recentes os consideraram como *stem-Scleroglossa*, ou *stem-Autarchoglossa* (DAZA; BAUER, SNIVELY, 2013) e inclusive como Scincogekkomorpha basais. Recentemente Simões *et al.* (2016) em uma redescrição e revisão do material de *Ardeosaurus* e *Eichstaettisaurus*, que consistiu em uma análise filogenética e uma avaliação morfológica funcional, uma vez que o material se encontra muito bem preservado (Figura 63, concluem que, efetivamente, estes dois gêneros pertencem a *stem-Gekkota*, e

que, de fato, as adaptações morfológicas para o hábito de escalar tiveram sua evolução no início da história da linhagem dos gekkomorfos (SIMÕES *et al.*, 2016).



**Figura 63.** A-B *Eichstaettisaurus schroederi*, holótipo, **A**, parte; **B**, contraparte. **C**, *Ardeosaurus digitellus*, holótipo em vista dorsal. Escala: 20 mm em A-B; Escala: 10 mm em C. Imagens Retiradas e modificadas de Simões *et al.* (2016).

Outro registro de um possível escamado basal foi reportado para o Jurássico Superior dos EUA – *Schilleria utahensis* – da Formação Morrison segundo Evans e Chure (1999 *apud* NYDAM, 2013). A posição filogenética deste táxon tem sido criticada, pois Evans e Chure (1999 *apud* NYDAM, 2013) afirmam que ele estaria posicionado na base da árvore dos Squamata. No entanto, não incluem no trabalho uma matriz de dados, tampouco as árvores resultantes. Além disso, mencionam que o espécime está incompleto, tornando

a decodificação dos estados de carácter difícil e deixando aberta a possibilidade de que *Schilleria* possa estar dentro de *crown-Squamata* (NYDAM, 2013).

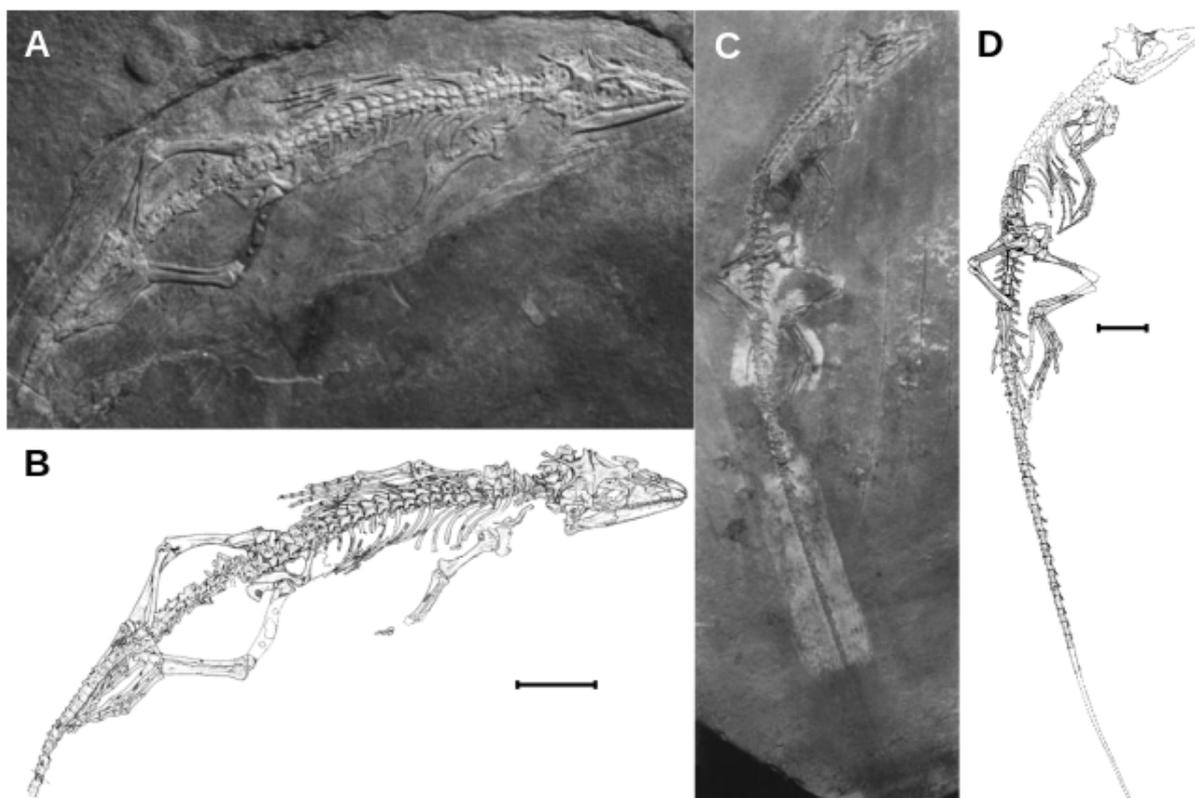
Mesmo que, como foi apresentado anteriormente, durante o Jurássico tenham aparecido vários *taxa* relacionados à linhagem dos *crown-Squamata*, ainda no Cretáceo persistem alguns *taxa* de posição filogenética duvidosa, que apresentam algumas características plesiomórficas, o que conduz à conclusão de serem *Squamata* basai. Isso permite pensar que as formas consideradas *stem-Squamata* continuaram sua história evolutiva independente aos *taxa* que originaram posteriormente os *crown-Squamata*. Além disso, estas formas cretáceas têm sido encontradas em localidades que são interpretadas como pertencentes a arquipélagos, o que poderia indicar que são faunas relíquias (EVANS, 2003) que se mantiveram isoladas.

Entre estes *taxa* temos o já comentado *Huehuecuetzpalli* da Formação Tlayúa (Albiano), México; *Kuroyuriella*, do Grupo Tetori (Hauteriviano–Aptiano), Japão; *Hoyalacerta* da localidade “Las Hoyas” (Barreniano), Espanha (REYNOSO, 1998; EVANS, 2003; EVANS; MATSUMOTO, 2015; EVANS; BARDILLO 1999). O mais importante deles em relação aos *stem-Squamata* é *Huehuecuetzpalli mixtecus* Reynoso 1998, pelo qual será o único a ser comentado brevemente.

*Huehuecuetzpalli mixtecus*, é conhecido por dois registros: (1) o holótipo, um esqueleto completo bem preservado, mas comprimido (Figura 64 A-B); e (2) o parátipo, um esqueleto juvenil nas mesmas condições do holótipo (Figura 64C-D) (REYNOSO 1998). Quando descrito, foi apontado como táxon-irmão dos *crown-Squamata*, hipótese corroborada em estudos mais recentes (e.g., CONRAD, 2008; WIENS *et al.*, 2010; GAUTHIER *et al.*, 2012; SIMÕES *et al.*, 2015b; SIMÕES *et al.*, 2016a). Segundo Reynoso (1998), existem 15 sinapomorfias que suportam a afinidade de *Huehuecuetzpalli* ao grupo coronal *Squamata*: fusão dos frontais e parietais na linha média; sutura do frontoparietal reta, mais ampla que os nasais; uma superfície parietal curta que não cobre a região posterior (occipital); esquamosal com projeção ventral para o quadrado; perda do processo quadrado do pterigoide; o pterigoide entra na

formação da fenestra suborbital; amplo espaço interpterigoidal; processo paroccipital em contato com o suspensorium; limite posterior do angular anterior ao côndilo articular; costelas cervicais simples; fenestra anterior presente no coracoide; fenestra tiroide grande e um púbis estreito; quinto metatarsal em forma de gancho com uma protuberância plantar modificada; ausência de gastrália (REYNOSO 1998). Como hipóteses alternativas (e.g., BOMFIM, 2001 e Bonfim e Avila (2002 *apud* CANDEIRO, 2007)) se tem observado nas análises filogenéticas que *Huehuecuetzpalli* posiciona-sena base de Iguanomorpha, como táxon-irmão de *Holayacerta*. Evans (2003) sugere que o problema das relações de *Huehuecuetzpalli* se dê pela sua mistura de características primitivas (e.g., vértebras anficélicas) com algumas características derivadas, aparentemente únicas de Iguania (e.g., pós-frontal reduzido). Provavelmente estas características compartilhadas com Iguania fazem com que *Huehuecuetzpalli* se encontre nas topologias resultantes em uma posição mais derivada, sempre “atrelado” à Iguania, deixando, assim, de se posicionar como um táxon mais basal, ou, no pior dos casos, fazendo com que se comporte com um *rogue* táxon. Neste contexto, a análise de Simões *et al.* (2018) coloca este táxon como um stem-squamata, o que corrobora a hipóteses inicial de este táxon, e coincide com a maioria das análises morfológicas (CONRAD, 2008; WIENS *et al.*, 2010; GAUTHIER *et al.*, 2012; SIMÕES *et al.*, 2015b; SIMÕES *et al.*, 2016a), assumimos aqui *Huehuecuetzpalli mixtecus* como uma forma que realmente poderia estar representando um táxon stem-Squamata.

Evans (2003) tinha percebido a existência de dois *gaps* com respeito ao registro fóssil de Squamata durante o Mesozoico, um de caráter temporal e outro geográfico. O *gap* temporal referia-se ao intervalo de tempo entre os registros de lepidosauromorfos basais triássicos, e os primeiros registros de Squamata que datavam só a partir do limite Mesojurássico-Neojurássico, no entanto este *gap* parece estar se resolvendo com as revisões de alguns *taxa* como *Megachirella* e os achados novos, como *Fraxinisaura*. O *gap* geográfico está relacionado com o escasso registro de Squamata no Gondwana, durante o Jurássico, e com o baixo registro mundial de lagartos durante todo o Mesozoico.



**Figura 64.** Exemplos de *Huehuecuetzpalli mixtecus*. **A-B**, holótipo e parátipo. **B e C** reconstruções. Escalas, em B, 2 cm; em D, 1 cm. Imagens retiradas e modificadas de Reynoso (1998).

Inicialmente, segundo Estes (1983 *apud* EVANS, 2003) sugeriu que os *stem*-Squamata foram produto de um processo vicariante como resultado da fragmentação da Pangeia em Gondwana e Laurásia. Com isso, foi levantada a hipótese de que a divergência entre os dois grandes grupos de escamados teve uma influência geográfica, tendo os Iguanomorpha se originado no Gondwana, e os Scincogekkomorpha na Laurásia. Segundo Evans (2003), apesar de, em um primeiro momento, o registro fóssil da Formação Kota, na Índia, suportar a ideia da origem gondwânica de Iguania, parece que a separação das linhagens entre Iguanomorpha e Sclerogekkomorpha aconteceu antes da fragmentação da Pangeia e os mecanismos foram mais complexos do que se mencionava originalmente Estes (1983). Para suas conclusões, Evans (2003) apoiou-se nos registros de Scincomorpha Paramecelloidea do Jurásico da Tanzânia, e de Iguania no Cretáceo da Mongólia e da Ásia Central (EVANS, 2003).

De fato, diante dos novos achados e das novas hipóteses, o cenário inicialmente proposto por Estes parece não mais ter lugar. *Barahatagama*, ao que parece, não é um Squamata (CONRAD, 2017). Além disso, a hipótese de que a primeira separação de linhagens de Squamata foi entre Gekkota e os demais Squamata (SIMÕES *et al.*, 2018) está se solidificando tanto com dados moleculares quanto morfológicos. O *stem*-Squamata *Megachirella*, assim como o outro provável *stem*-Squamata *Fraxinosaurus* têm distribuição Laurásica. Também, a maior parte do registro de Squamata para o Jurássico apresenta uma distribuição Laurásica (Quadro A5) (EVANS, 2003; JONES, 2006b). Todos estes dados podem reforçar houve sim uma separação das linhagens, entre Gekkota e os outros Squamata, antes da fragmentação da Pangeia, durante o Triássico, o que é congruente com a idade proposta por Simões *et al.* (2018) para o surgimento dos crown-Squamata, em torno de 206 Ma.

Ao contemplar as recentes descobertas dos Iguania *Gueragama sulamericana*, no Cretáceo brasileiro, e de *Jeddaherdan aleadonta*, no Marrocos, poderia se pensar que, talvez, no Gondwana tenha havido condições que permitirem à linhagem Iguania, e em particular ao grupo dos acrodontes, ter uma radiação e dispersão inicial, antes da fragmentação do Gondwana (SIMÕES *et al.*, 2015b; APESTEGUÍA *et al.*, 2016). Na Laurásia, parece que houve condições que permitiram aos Scincomorpha e Gekkota se diversificar, já que os Scincomorpha são o grupo mais abundante na Laurásia. Gekkota parecia ter uma origem asiática, aparecendo somente no fim do Eocretáceo asiático (REFERÊNCIA). Simões *et al.* (2016), entretanto, defendem a hipótese dos táxon de Solnhofen (*Eichstaettisaurus* e *Ardeosarus*) pertencerem a Gekkomorpha, pelo que caberia atribuir uma origem europeia para Gekkota.

Apesar de o registro de Squamata nos últimos anos ter sido incrementado para o hemisfério sul, a diferença no número de ocorrências entre Gondwana e Laurasia continua sendo ampla, com muito mais fósseis para a Laurasia (EVANS 2003) (ver fig.5 p. 522 de EVANS, 2003).

Comparando os registros de Rhynchocephalia e Squamata durante o Mesozoico, observa-se que os Rhynchocephalia são mais abundantes, tanto para o Triássico Superior como para o Jurássico, este fato levava à conclusão

de que este era o grupo de lepidossauros a ter a primeira irradiação após a extinção do final do Permiano e o grupo mais bem-sucedido durante a primeira metade do Mesozoico (EVANS; JONES, 2010; JONES *et al.*, 2013). Isso pode, entretanto, estar relacionado ao fato de as primeiras formas de Squamata apresentavam esqueletos bem mais frágeis que os dos Rhynchocephalia e, portanto, de mais difícil preservação, pelo qual estes registros como pode ser observado na Quadro A5 proveem de afloramentos cujo ambiente de depósito tem se interpretado como lacustre e inclusive são depósitos Lagerstätte.

### **4.3.3. O registro fóssil Mesozoico na América do Sul**

#### **4.3.3.1. Os Rhynchocephalia na América do Sul**

O registro sulamericano dos rincocéfálios no Mesozoico vai do Triássico Superior (Carniano-Noriano) até o Cretáceo, sendo bem mais abundante neste último. Os dois registros mais antigos de espécies já identificadas<sup>24</sup> correspondem a (1) *Clevosaurus brasiliensis* Bonaparte e Sues, 2006 (Figuras 1-6, 11), que provém da Zona de Associação de *Riograndia*, do topo da Sequência Candelária da Supersequência Santa Maria no Sul do Brasil (HORN *et al.*, 2014), de idade Noriana; (2) *Sphenotitan leyesi* Martínez *et al.*, 2013 (Figura 65), procedente da Formação Quebrada del Barro no Noroeste da Argentina, também de idade Noriana. É importante notar que as duas espécies de rincocéfálios triássicos da América do Sul são consideradas formas com características derivadas incluídas em Eusphenodontia, e que o número de espécimes de cada espécie é muito abundante, com 84 espécimes conhecidos de *Sphenotitan* e mais de 80 de *C. brasiliensis*.<sup>25</sup> Ambos são os *taxa* mais abundantes em suas respectivas associações faunísticas, representando 50% da abundância relativa para a Formação Quebrada del Barro, e 52% da abundância relativa para a Zona de Associação (ZA) de *Riograndia* da Sequência Candelária (MARTÍNEZ *et al.*, 2015; BOLZE *et al.*, 2015). Existem mais dois registros para o Triássico sulamericano: (1) o que tem sido

---

<sup>24</sup> Antes do início desta tese.

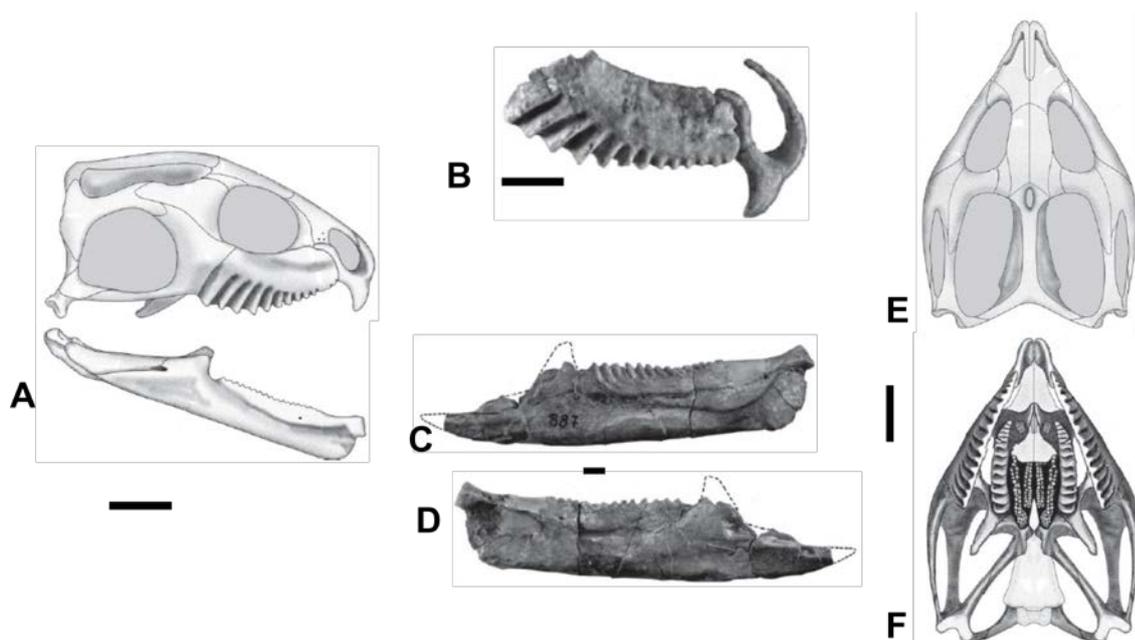
<sup>25</sup> No trabalho citado foram contabilizados unicamente o material indetificado, excluindo aqueles indeterminados (BOLZE *et al.*, 2015).

mencionado como um rincocefálio indeterminado achado na localidade “La Esquina” da Formação Los Colorados, Província La Rioja, Argentina também de idade Noriana (MARTÍNEZ *et al.*, 2015; APESTEGUÍA 2016); e (2) um rincocefálio indeterminado achado no afloramento Linha Bernardino que provém da base Sequência Candelária, ZA de *Hyperodapedon* que é considerada de idade Neocarniana, o que o tornaria o registro mais antigo de América do sul de um rincocefálio (PRETTO; LIPARINI, SCHULTZ 2011). Este fóssil está sendo descrito formalmente por Hsiou *et al.* (in press). Até pouco tempo, havia um hiato de aproximadamente 100 Ma, entre os registros mais antigos da América do Sul - *C. brasiliensis* e *Sphenotitan* - e os registros conhecidos do Cretáceo. Até que no ano de 2012, foi achado um novo esfenodonte *Sphenocondor gracilis* Apesteguía, Gómez, Rougier, 2012, do Jurássico Médio da localidade Queso Rallado, na província de Chubut, Argentina. Ainda assim, o Cretáceo permanece como o período com mais *taxa* descritos para América do Sul, todos achados na Argentina. Recentemente foram descobertos novos materiais de crânio e pós-crânio, ainda sem identificação, nos sedimentos da Formação Adamantina, Brasil (HSIOU *et al.*, 2016). No total, até agora existem oito *taxa* mesozoicos de Rhynchocephalia descritos para a América do Sul (todos eles pertencentes a Sphenodontia) e mais três registros ainda indeterminados. (Quadro A3).

*Clevosaurus brasiliensis* Bonaparte & Sues, 2006, é conhecido por vários crânios, sincrânios, mandíbulas e material pós-cranial (BONAPARTE; SUES, 2006; ARANTES *et al.*, 2009; ROMO DE VIVAR; SOARES, 2015; HSIOU; DE FRANÇA, FERIGOLO, 2015). O holótipo, descrito por Bonaparte e Sues (2006) corresponde ao sincrânio de um indivíduo adulto (UFRGS-PV-0748-T) muito bem preservado, e tendo como material de referência outro sincrânio de um indivíduo juvenil com parte das vértebras cervicais articuladas (UFRGS-PV-0613-T). Mas adiante será comentado este taxón com maior detalhe.

O holótipo de *Sphenotitan leyesi* Martinez *et al.*, 2013 corresponde a uma porção posterior de um sincrânio de um indivíduo adulto, e como material de referência foram descritos ossos do crânio, dentários, e uma sequência de vértebras incluindo dorsais, sacrais e caudais. Em 2014 foi encontrado um novo crânio bem preservado dessa mesma espécie (MARTINEZ *et al.*, 2015).

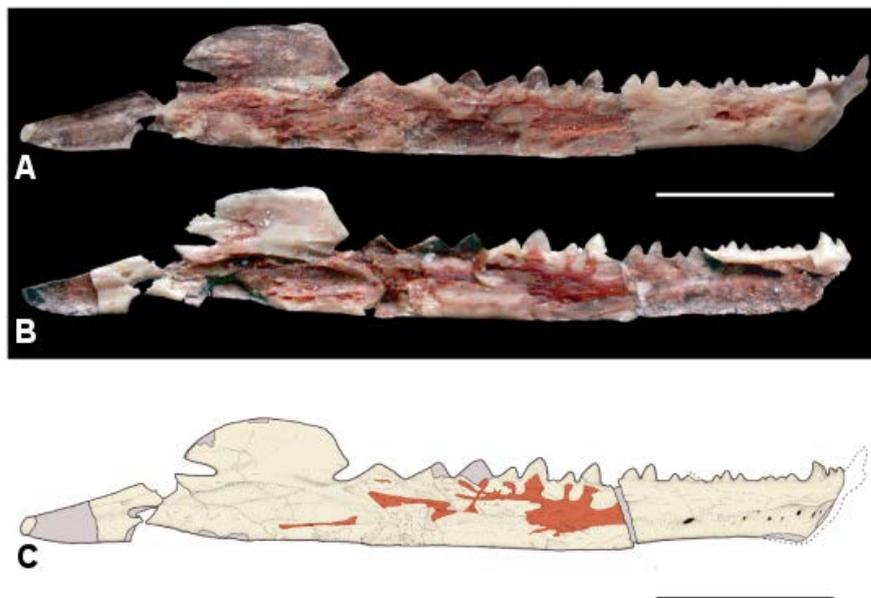
Entre as características diagnósticas estão (1) fenestra supratemporal grande (1/3 do comprimento total do crânio); (2) o processo posterodorsal da pré-maxila termina posteriormente como uma projeção encaixando entre o processo anterolateral do nasal e o processo pré-maxilar do maxilar; (3) o palatino apresenta um pequeno grupo de 15 dentes que estão dispostos medialmente em relação à fileira principal de dentes e posteriormente às narinas internas; (4) na porção anterior da placa palatal há quatro fileiras proeminentes de dezenas de pequenos dentes; (5) presença de um grande forame quadrado-quadrado-jugal (com não mais de 1/3 do tamanho máximo do comprimento do quadrado); (6) borda orbital da maxila reta; (7) dentes maxilares longos, atingindo 90% do total da altura dorsoventral da maxila; (8) processo retroarticular da mandíbula pronunciado, robusto e dorsalmente curvado; (9) dentes adicionais amplos cuja largura supera o comprimento em cinco vezes (MARTÍNEZ *et al.*, 2013). *Sphenotitan* tem sido assumido como um Opisthodontia, grupo que é considerado herbívoro e com mastigação propalinal (MARTÍNEZ *et al.*, 2013; MARTÍNEZ *et al.*, 2015), além de ser o representante mais antigo e mais basal deste grupo (Figura 65).



**Figura 65.** *Sphenotitan leyesi*, **A**, crânio em vista lateral; **B**, maxila e pré-maxila direitas, **C-D**, mandíbula esquerda. **E**, crânio em vista dorsal; **F**, crânio em vista ventral. Escala 10 mm. Figuras retiradas e modificadas de Martínez *et al.* (2013).

*Sphenocondor graciils* Apesteguía *et al.*, 2012, até agora é o único rincocéfalio da América do Sul registrado no Jurássico, e o único de idade Mesojurássica para o Gondwana, já que os outros dois registros gondwanicos,

*Clevosaurus* sp., da África do Sul (SUES; REIZ, 1995), e *Godavarisaurus lateefi* e *Rebbanasaurus jaini*, da Índia (EVANS; PRASAD, MANHAS, 2001), são do Eojurássico. Está representado só pelo holótipo, um dentário quase completo dividido em parte e contraparte (Figura 66). A sua diagnose é a seguinte: pequeno rincocefálio esfenodonte que difere de outros rincocefálios por apresentar a seguinte combinação de características (1) dentário baixo e delgado com um processo coronoide quadrado e baixo; (2) processo posterior do dentário tão longo quanto a base do processo coronoide; (3) ao menos dois dentes de sucessão sem separação entre eles, fortemente recurvados, profusamente estriados e com um flange bem marcado por um amplo canal; (4) dentes adicionais sem ornamentação; (5) dois tipos de dentina organizadas em um padrão radial; sínfise projetada ântero-dorsalmente; (6) fossa adutora posicionada abaixo do processo coronoide; (7) dentição de eclosão alternada e organizada em três grupos de diferentes tamanhos, com uma ligeira constrição basal.

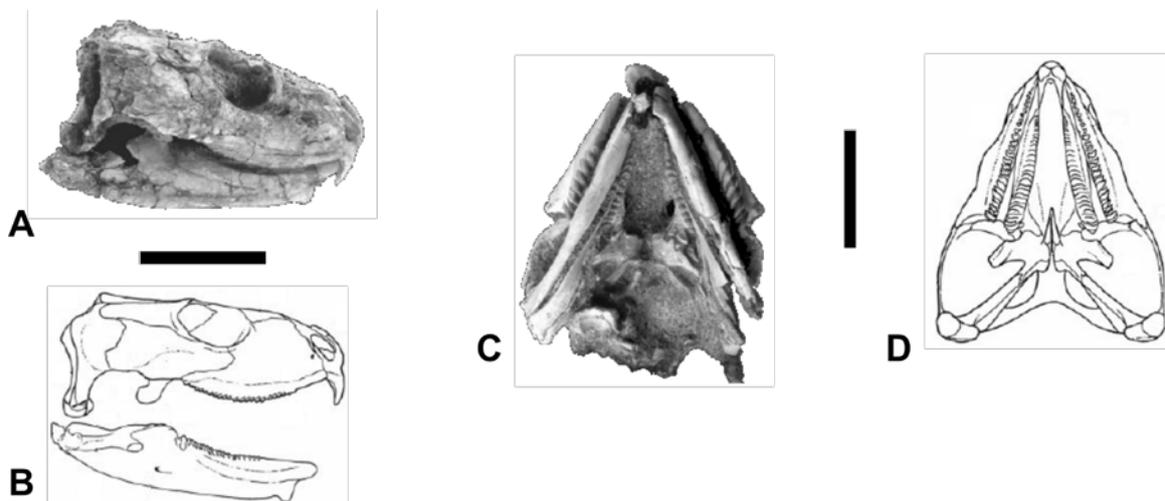


**Figura 66.** *Sphenocondor gracilis* (holótipo), dentário direito. **A**, parte e **B**, contraparte. **C**, Reconstrução. Escala: 5 mm. Retirado e modificado de Apesteguía *et al.* (2012).

Na análise filogenética apresentada por Apesteguía *et al.* (2012), *Sphenocondor* cai como uma forma basal de Sphenodontia, e se reúne com *Godavarisaurus* (gênero eojurássico da Formação Kota, Índia). Devido a este arranjo, os autores propuseram que ambos os *taxa* poderiam conformar um

clado endêmico do Gondwana (APESTEGUÍA *et al.*, 2012).

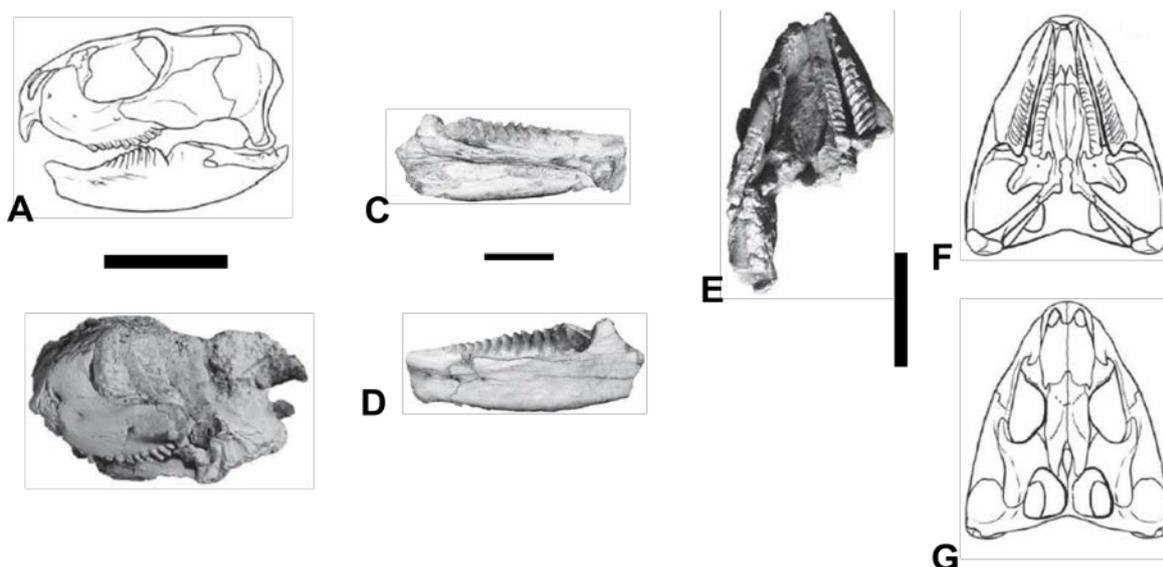
*Priosphenodon avelasi* Apesteguía e Novas, 2003, historicamente, é um registro importante, já que foi o primeiro para o sub-continente sul-americano e é formado por vários espécimes adultos e juvenis. O holótipo (Figura 67) consiste em um esqueleto parcialmente articulado de um indivíduo adulto e os materiais de referência são constituídos por um esqueleto incompleto de um juvenil, outro esqueleto de um adulto parcialmente articulado, e restos isolados de pós-crânio. Todos provêm do topo da Formação Candeleros (Cenomaniano), da pedreira “La Buitrera”, na Província Río Negro, no noroeste da Patagônia (APESTEGUÍA; NOVAS 2003; APESTEGUÍA; CARBALLIDO, 2014). A diagnose do gênero e da espécie revisada é a que segue. *Priosphenodon* difere dos outros rincocefálios pela seguinte combinação de características: um processo bem desenvolvido da maxila ascendente e convexo, o que resulta em uma região pré-orbital robusta; extremidade do processo do pré-frontal em forma de gancho que “abraça” o nasal; fenestra suborbital oculta em vista ventral; dentes altos em forma de folha e densamente empacotados, com imbricação dos flanges linguais e labiais que se sobrepõem na base do dente precedente, tanto em vista lateral como medial; processo mentoniano do dentário desenvolvido ventromedialmente em forma arredondada, e em conformidade, o dentário é fortemente côncavo perto da sínfise ao longo da margem ventral; fortes projeções anteriores da sínfise com pontas que deixam profundas marcas na superfície do pré-maxilar (APESTEGUÍA; CARBALLIDO, 2014). Nas análises filogenéticas *Priosphenodon* cai estreitamente relacionado com *Ophisthias* e eilenodontines, e foi a partir deste trabalho que foi cunhado o grupo Opisthodontia (que inclui estas *taxa*). Esta espécie é a maior em tamanho de todas as espécies de rincocefálios até agora conhecidas, já que um indivíduo adulto media em torno de 1,5 m de comprimento, sendo que o comprimento do crânio chega a medir 15 cm. Como todos os eilenodontines, *P. avelasi* era herbívoro e tinha movimento propalinal das mandíbulas (APESTEGUÍA; NOVAS, 2003; APESTEGUÍA 2016).



**Figura 67.** *Priosphenodon avelasi* holótipo, **A-B**, crânio em vista lateral; **C-D**, crânio em vista ventral. Escalas. 4 mm. Figuras retiradas e modificadas de Apesteguía e Novas (2003).

*Priosphenodon minimus* Apesteguía e Carballido, 2014 (Figura 68) provém de duas localidades que se encontram dentro do Membro La Paloma, da Formação Cerro Barcino do Grupo Chubut. Apesar de haver certa discussão sobre a datação da unidade, os autores consideram que o material fóssil tenha uma idade albiãna. O holótipo provém da localidade “Tres Cerros” e é representado por um sincrânio quase completo (cuja mandíbula inferior esquerda foi desarticulada para fins de estudo). O material de referência, composto por cerca de 20 ossos isolados (incluindo mandíbulas, maxilas e palatinos), provém da localidade Huanimán. Este táxon difere da espécie-tipo *Priosphenodon avelasi* pelas seguintes automorfonias: maxila com faceta para receber o processo lateral expandido da pré-maxila (relacionado com o encurtamento do crânio); frontais amplos anteriormente, sem a projeção pré-frontal; processo frontal anterior arredondado; o pré-frontal “abraça” o nasal posteriormente; o processo coronoide é bem mais alto que o de *P. avelasi*, e seu bordo anterior é reto; dentes com flanges anteromediais fortes; empacotamento dos dentes bem denso (maior que nos outros eilenodontines); a extensão mais anterior do angular atinge a porção média da mandíbula (APESTEGUÍA; CARBALLIDO, 2014). Outra diferença, em geral, com os eilenodontines é o tamanho, pois *P. minimus* seria uma espécie anã, medindo apenas 23 mm de comprimento craniano, o que demonstra a grande disparidade morfológica entre o grupo dos eilenodontines. Foi sugerido que o tamanho desta

espécie estaria relacionado com a sobrevivência em zonas de estresse (APESTEGUÍA; CARBALILDO, 2014; APESTEGUÍA, 2016). *P. minimus* representa o registro mais ao sul dos Eilenodontinae.



**Figura 68.** *Priosphenodon minimus*, holótipo. **A-B**, crânio em vista lateral; **C-D**, mandíbula esquerda; **E-F**, crânio em vista ventral; **G**, crânio em vista dorsal. Escalas. A-B, E, -G 1 cm.; C-D 5 mm. Figuras retiradas e modificadas de Apesteguía e Carballido (2014).

*Kaikaifilusaurus calvoi*, Símon e Kellner 2003, proveniente da localidade Araceli, em torno do El Chocón, da Formação Candeleros (Cenomaniano-Turoniano), encontra-se unicamente representado por um par de mandíbulas, o holótipo, uma mandíbula esquerda sem a região posterior, e o parátipo uma mandíbula direita sem as regiões posterior e sínfiseal (APESTEGUÍA, 2008). A diagnose emendada por Apesteguía (2008) é: tamanho estimado do crânio adulto maior que 100 mm, já que o comprimento entre a sínfise e o processo coronoide é de 65 mm; dentes escumiformes<sup>26</sup> densamente agrupados, com cristas linguais e labias imbricadas, encobrindo a base do dente anterior; processo mentoniano arredondado, orientado ventromedialmente, sem extremidade posterior; margem ventral do dentário fortemente côncava próximo à sínfise, com uma projeção sínfiseal muito desenvolvida, formando processos

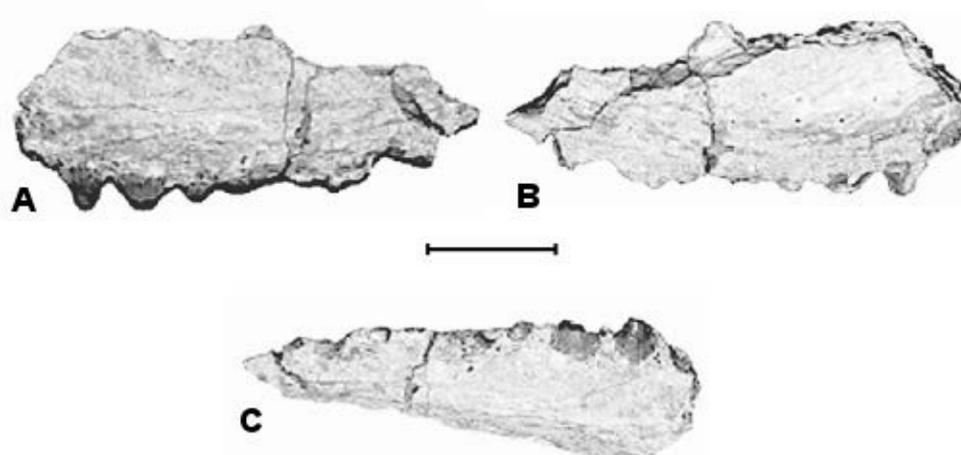
<sup>26</sup> Em forma de escamas

que deixam marcas na pré-maxila (APESTEGUÍA, 2008). Apesteguía e Carbalido (2014) observam que algumas características que tinham sido usadas para diagnosticar *Kaikaifilusaurus calvoi* se revelaram bem distribuídas em *Pr. avelasi*, sugerindo, assim, que *K. calvoi* fosse considerado como *nomen dubium* (APESTEGUÍA; CARBALILDO, 2014). Os autores sugerem uma revisão deste táxon já que as cinco autapomorfias propostas por Símon e Kellner (2003) para esta espécie na verdade estão presentes nos eliendontines, as quais são: (1) Evidente expansão dorsoventral da sínfise sobre sua face medial. Esta característica é típica de alguns rincocefálios, mas particularmente é bem arredondada em *K. calvoi* e *Pr. Avelasi*. Reynoso (2003) reconhece que esta feição seria o resultado do crescimento das distintas partes do dentário a taxas diferenciais; (2) Crista edêntula orientada anterodorsalmente. Esta característica está amplamente distribuída dentro dos rincocefálios com eupropalinia; (3) Placa sinfiseal curta e orientada anteroposteriormente. Feição muito comum nos opisthodontes; (4) Diastema amplo entre o processo coronoide e o último dente. Esta característica é bem variável durante a ontogenia de esfenodontes, sendo a presença deste diastema uma característica de indivíduos velhos (bem evidente, por exemplo, em *Clevosaurus*); (5) Margem ventral do dentário fortemente côncava perto da sínfise. Tal condição poderia estar relacionada com a variabilidade dentro da população ou com dimorfismo sexual, já que alguns espécimes da mesma espécie têm um desenvolvimento diferente. Mas, às vezes esta característica é interpretada como um caráter para diferenciar espécies (APESTEGUÍA; CARBALLIDO 2014). Até agora este tem sido considerado como um caráter polimórfico para *Pr. avelasi*, e infelizmente esta região é desconhecida em *Pr. minimus*. *K. calvoi* não apresenta nenhuma autapomorfia que o diferencie de *Pr. avelasi*, nem de *Pr. minimus* (deste só o tamanho). Adicionalmente, os materiais de *K. calvoi* e *Pr. Avelasi*, provêm da mesma localidade, o que reforça a ideia de que poderiam ser sinônimos. Neste sentido, recentemente Gentil *et al.* (2019) reforçam a ideia de estes dois gêneros serem sinônimos, identificando um conjunto de características em *K. calvoi* presentes na diagnoses de Apesteguía e Carballido (2014) para o gênero *Priosphenodon*, e conicnidem com Martinelli e Forasiepi (2004), em considerar a *Kaikaifilusaurus* como sênior sinônimo de *Priosphenodon*. E ao contrário de Apesteguía e

Carballido (2014), eles consideram a *Kaikaifilusaurus* como um táxon válido e sendo a espécie-tipo, e propondo *K. minimus* como uma espécie deste gênero

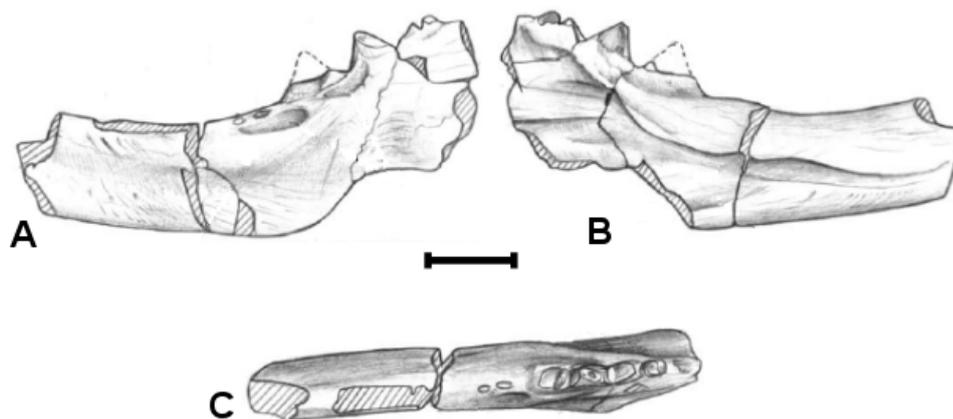
*Patagosphenos watuku*, Gentil, Agnolin, Marsà, Motta e Novas 2019, coletado na localidade Violante's Farm, da Formação Huincul (Cenomaniano Médio –Turoniano Inferior), Río Negro, Argentina, é conhecido pelo holótipo, um espécime desarticulado, composto por um fragmento do palatino direito, dois fragmentos da maxila, o dentário direito incompleto, as porções incompletas do articular direito e esquerdo, e alguns ossos pós-cranianos. A diagnose do material é a seguinte: Superfície labial convexa do dentário; côndilo mandibular em forma de coração em vista dorsal; presença de dois côtilos no côndilo mandibular de forma quase igual e separados por uma crista inter-glenoide longitudinal; dentes do palatino e maxilar pouco imbricados. Este material foi reconhecido como um eilenodontine, pela presença de duas sinapomorfias, a seguir: presença de flanges posteromediais nos dentes maxilares posteriores; e a presença de platamorfa angular-pré-articular (GENTILE *et al.*, 2019).

*Lamarquesaurus cabazai* Apesteguía e Rougier, 2007, coletado na localidade “Cerro Tortuga” da Formação Allen (Campaniano Superior), Río Negro, Argentina, é conhecido só pelo holótipo, uma maxila direita bem preservada, com dez dentes (Figura 69). Sua diagnose é a seguinte: dentes adicionais separados por amplos espaços; maxila fortemente côncava; dentes da maxila com flanges ântero-linguais e cristas laterais rasas; bordo labial dividido em duas porções; a região anteorbital do bordo labial com sulcos profundos; profundas concavidades na dentina do maxilar sobre as posições do terceiro e quinto dentes. Por último, pelo fato de exibir dentes separados por espaços, e pelo tipo de desgaste deles, é sugerido que *L. cabazai* tinha uma mordida ortal, o que indicaria não tratar-se de um eilenodontine (APESTEGUÍA; ROUGIER, 2007; APESTEGUÍA, 2016).



**Figura 69.** *Lamarquesaurus cabazai* (holótipo), maxila direita, **A**, vista lateral; **B**, vista medial; **C**, vista oclusal. Escala: 10mm. Retirado e modificado de Apesteguía e Rougier (2007).

*Kawasphenodon expectatus* Apesteguía, 2005, é proveniente da Formação Los Alamos (Neocampaniano - Eomastrichtiano), da Província Río Negro, Argentina. Esta espécie é conhecida a partir do seguinte material: o holótipo, uma mandíbula esquerda incompleta de um indivíduo adulto (Figura 70); e material de referência, dois fragmentos provavelmente de um dentário com dentes. A diagnose deste táxon é a presença de um único sulco profundo sobre o lado posterior do dente adulto ou adicional, além de apresentar o seguinte conjunto de características: mandíbula grande, robusta e fortemente curvada com ornamentação ventral e labial; dentes restritos à região posterior em formas adultas, com uma ampla região edêntula da porção médio-anterior da mandíbula; a profundidade da mandíbula é maior na região posterior do que na região anterior edêntula; dentes do dentário fora da linha média; dentes adicionais com base quadrada; flanges ântero-labiais iguais ou ligeiramente maiores que os ântero-linguais; dentes com poucos, geralmente dois, entalhes amplos e profundos na face lingual, e quando presentes na face labial são densos e finos; dentes adicionais com uma forte concavidade em sua face mesial. Embora sua posição filogenética ainda seja incerta, não há características para vinculá-lo aos opisthodontios; a região edêntula da maxila lembra a dos clevosaurídeos e *Sapheosaurus* (APESTEGUÍA, 2005).



**Figura 70.** *Kawasphendon expectatus* (holótipo), dentário esquerdo, **A**, vista lateral; **B**, vista medial; **C**, vista oclusal. Escala: 10 mm. Retirado e modificado de Apesteguía (2005).

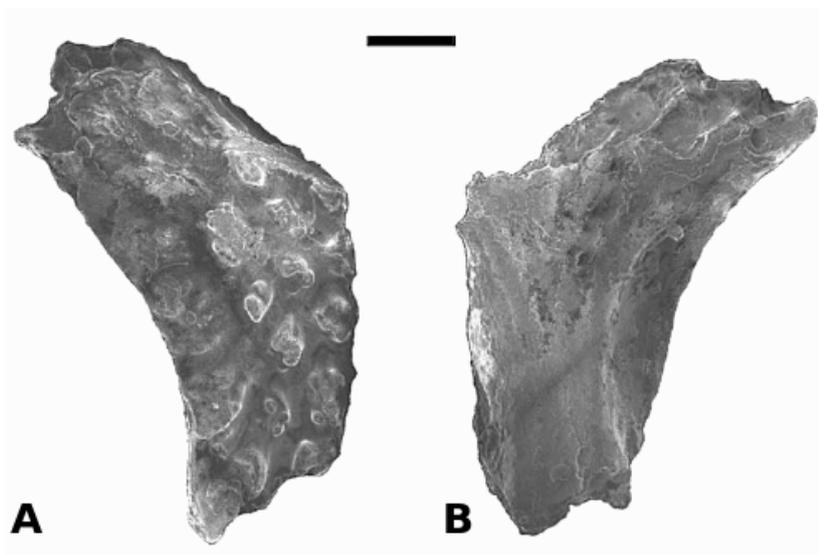
Além dos *taxa* anteriormente citados (incluindo o rincocefálio da Formação Los Colorados) se tem também o registro de uma maxila da localidade Cerro Bonaparte, da Formação Allen (Campaniano Superior), originalmente reportada por Martinelli e Forasiepi (2004 *apud* APESTEGUÍA; JONES, 2012) e reinterpretada por Apesteguía e Jones (2011). Este material lembra *Sphenodon* e *Cynosphenodon* e é o único representante de um Sphenodontinae para América do Sul (APESTEGUÍA; JONES, 2012; APESTEGUÍA, 2016).

#### **4.3.3.1. Os Squamata na América do Sul**

O registro mesozoico de Squamata para o subcontinente sulamericano encontra-se bem representado a partir do Cretáceo, tanto em abundância como em diversidade, tendo tanto *taxa* continentais como marinhos, embora o grupo esteja principalmente formado por Serpentes e Mosasauria. Especialmente, dentro das serpentes há registros de formas primitivas (*e.g.* *Najash rionegrina*, *Dinilysia patagonica*) (ALBINO, 2011; ALBINO; BRIZUELA, 2014). Não obstante, em relação aos “lagartos” o registro sulamericano no Mesozoico é ainda escasso e fragmentário, mas tem aumentado nos últimos dez anos. As ocorrências estão localizadas na Argentina e no Brasil, provenientes de oito formações, de idades que vão desde o Albiano-Aptiano até o Campaniano-Mastrichtiano (Quadro A5). Além destes, há um registro duvidoso de uma

mandíbula relacionada com os teiídeos para o Cretáceo Inferior do Chile. Este material nunca foi publicado formalmente (EVANS; YABUMOTO, 1998; ALBINO; BRIZUELA, 2014, 2015; HSIU, 2010; NAVA; MARTINELLI, 2011). O número total de registros de lagartos mesozoicos para a América do Sul é de apenas onze (ver Quadro A5), e inclui formas cujas questões sistemáticas não estão totalmente resolvidas, mas, também, formas que pertencem às duas principais linhas evolutivas de Squamata: Scleroglossa e Iguania (ALBINO; BRIZUELA, 2015). Destes onze registros, cinco correspondem a restos isolados com poucos caracteres diagnósticos, a partir dos quais se tem tentado estipular suas afinidades filogenéticas. Estes registros são:

1) Frontais fusionados quase completos (Figura 71) da Formação Candeleros (Cenomaniano-Turoniano), localidade “La Buitrera” do noroeste da Patagônia, Argentina. Este material apresenta características derivadas presentes em Iguania, como: frontais fusionados; frontal com uma forte construção entre as órbitas, delineando a forma de uma ampulheta; frontal com ornamentação pronunciada (APESTEGUÍA; ANGOLIN, LIO, 2005).



**Figura 71.** Frontais fusionados do Squamata indeterminado procedente da “La Buitrera”. **A** vista ventral, **B** vista dorsal. Escala: 0,5 mm. Retirado e modificado de Apesteguía *et al.* (2005).

2) Dez vértebras dorsais articuladas com sete costelas direitas incompletas (Figura 72), da Formação Admantina, Grupo Bauru, no sudeste do Brasil (estado de São Paulo). O comprimento total da sequência das vértebras

mede 14 mm e estas exibem uma fusão completa das suturas neurais e neurocentrais, indicando a maturidade do organismo. Este material foi atribuído a Squamata por apresentar a seguinte combinação de caracteres: vértebras procélicas; perda do intercentro; costelas holocéfalas delgadas e alongadas. Foi excluído de Serpentes pela seguinte combinação de caracteres: perda do centro triangular (*strict triangular centra*) em vista ventral; ausência de diapófises e parapófises diferenciadas; e espinhos neurais ântero-posteriormente curtos e inclinados fortemente posteriormente (CANDEIRO *et al.*, 2009).



**Figura 72.** Vértebras articuladas do Squamata indeterminado da Formação Admantina. Escala: 2 mm. Retirado e modificado de Candeirol *et al.* (2009).

3) Um fragmento mal preservado de um dentário da Formação Anacleto, Grupo Neuquén (Eocampaniano), na província de Río Negro, Argentina. O dentário é robusto e com seis dentes subpleurodontes e aparentemente unicuspidados, que lembram aos dos teiidos cretáceos da América do Norte e da Ásia; também lembra o dentário de *Pristiguana brasiliensis* em sua região medial (ALBINO, 2002, 2007; LEANZA *et al.*, 2004).

4) Uma maxila e dentários da Formação Alamitos (Campaniano-Maastrichtiano), Río Negro, Argentina que têm sido atribuídos a possíveis teiidos (ALBINO, 2007). Infelizmente esses registros não se encontram figurados, e recentemente Albino (2011), indicou que poderiam se tratar de material recente (comunicação pessoal com Apesteguía (*apud* ALBINO 2011)).

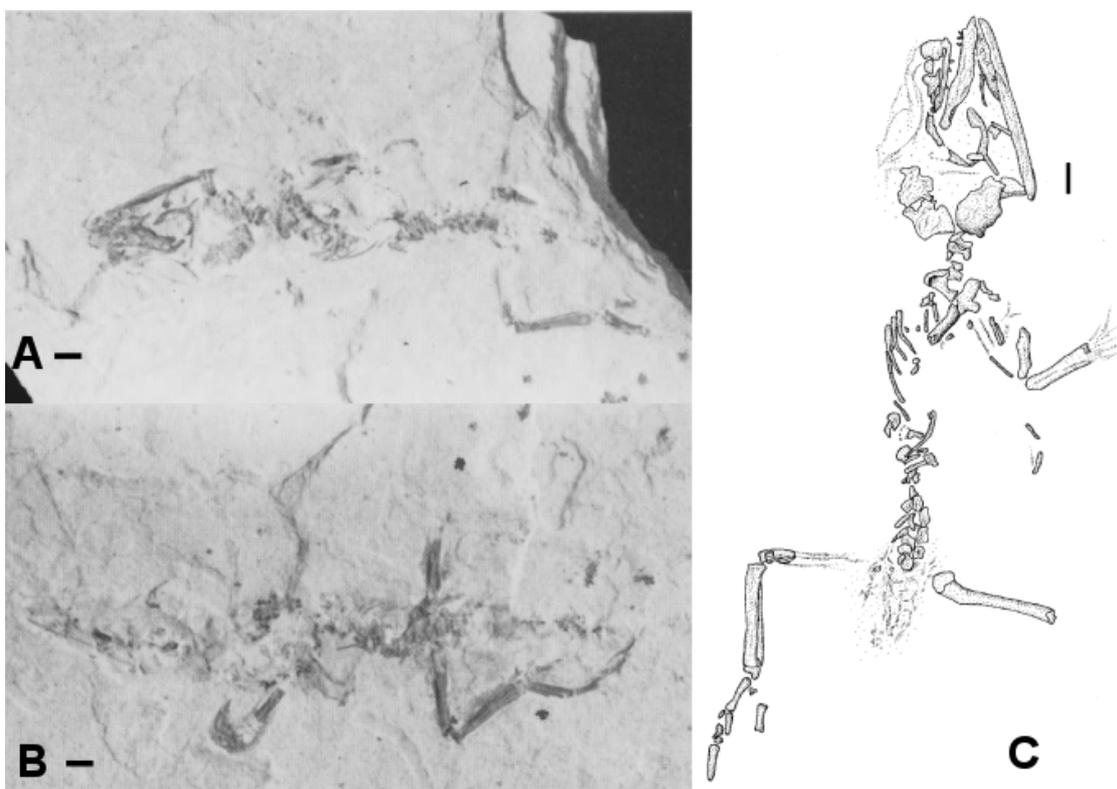
5) Brizuela, em sua tese de doutorado, menciona a presença de um dentário incompleto que corresponderia a um Scleroglossa, da localidade Cinco Satos, no Subgrupo Río Colorado, Patagonia (Santoniano-Campaniano)

segundo Brizuela (2010 *apud* ALBINO 2011) (GARRIDO, 2010). No entanto, este material (da mesma forma que os anteriores) não está formalmente descrito.

Os outros seis registros pertencem a *taxa* formalmente descritos e são todos brasileiros, constituídos pelas seguintes espécies: *Pristiguana Brasiliensis* Estes & Price 1973, *Olindalacerta brasiliensis* Evans & Yabumoto 1998, *Tijubina ponteii* Bomfim-Júnior & Marques 1997, *Calaguban alamoii* Simões *et al.*, 2015a, *Brasiliguana prudentis* Nava & Martinelli 2011, e *Gueragama sulamericana* Simões *et al.*, 2015b. Destes registros, os mais antigos são *O. brasiliensis*, *T. ponteii* e *C. alamoii*, todos da Formação Crato (Aptiano-Albiano) (ALBINO; BRIZUELA 2014; SIMÕES 2012; SIMÕES; CALDWELL, KELLNER, 2015a), que corresponde ao Eocretáceo. Para o Neocretáceo, temos os outros três *taxa*: *B. prudentis* (Turoniano-Santoniano) da Formação Adamantina; *G. sulamericana* (Turoniano-Campaniano) da Formação Goio-Erê; e *P. brasiliensis* (Maastrichtiano) da Formação Marília (ALBINO; BRIZUELA, 2014; NAVA; MARTINELLI, 2011; SIMÕES *et al.*, 2015b; ESTES; PRICE, 1973).

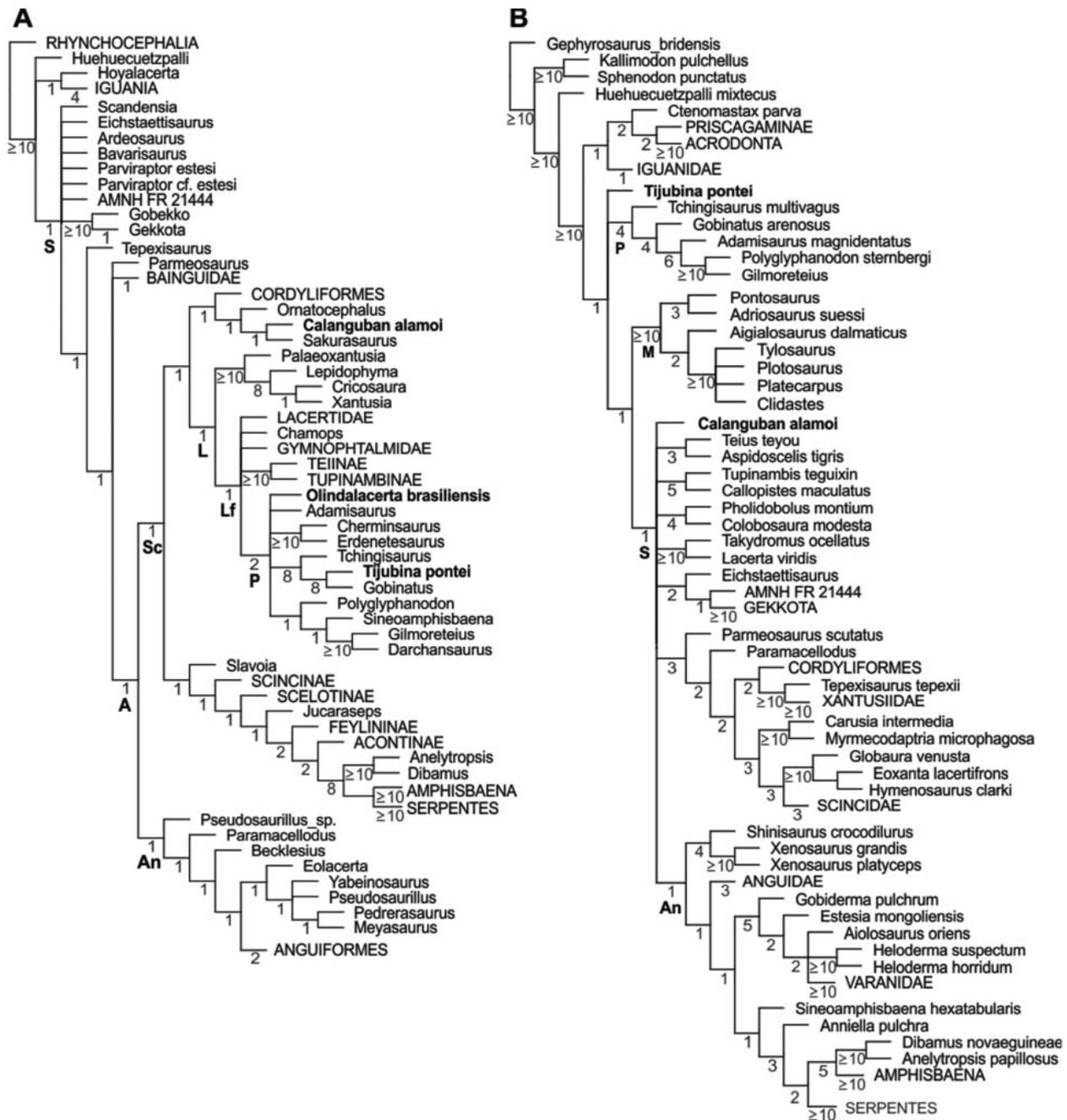
Segundo Evans e Yabumoto (1998), o material correspondente a *Olindalacerta brasiliensis* está representado por um esqueleto incompleto de um organismo juvenil, que está contido em dois blocos (parte e contraparte) (Figura 73). Do esqueleto conservam-se parte do crânio, coluna vertebral, as cinturas e os membros. Evans e Yamuboto (1998) atribuíram este gênero a Squamata baseados nas seguintes características: presença de dentes pleurodontes; um quadrado estreptostílico; centros vertebrais procélicos; e um escapulocoracoide emarginado. Estes mesmos autores distinguiram *O. brasiliensis* de outros lagartos, com base na presença de um alongado ramo dorsal do dentário, que substitui, ao longo da margem posterodorsal da mandíbula, o supra-angular. No entanto, por ser um organismo juvenil extremamente imaturo, a análise filogenética é limitada, mesmo assim os resultados preliminares destas análises posicionam-no junto com *Eichstaettisaurus*, e ambos como grupo-irmão de *Scleroglossa* (EVANS; YABUMOTO 1998; ALBINO; BRIZUELA, 2014). Novas análises foram feitas por Simões *et al.* (2015a), em uma tentativa de testar as relações deste táxon com

os outros dois da Formação Crato. Como resultado, os autores obtiveram que *Olindalacerta* está relacionado à Scleroglossa (como já havia sido concluído com as primeiras análises de Evans e Yamuboto, 1998), e está posicionado dentro dos Polyglyphanodontidae (com base na matriz de Conrad, 2008) (Figura 74 A), onde também se encontra *Tijubina ponteii*. Por outro lado, Simões *et al.* (2015a), ao testarem a matriz de Gauthier *et al.* (2012), demonstram que *Olindalacerta* comportou-se como um *rogue* táxon<sup>27</sup> (SIMÕES; CALDWELL, KELLNER, 2015a).



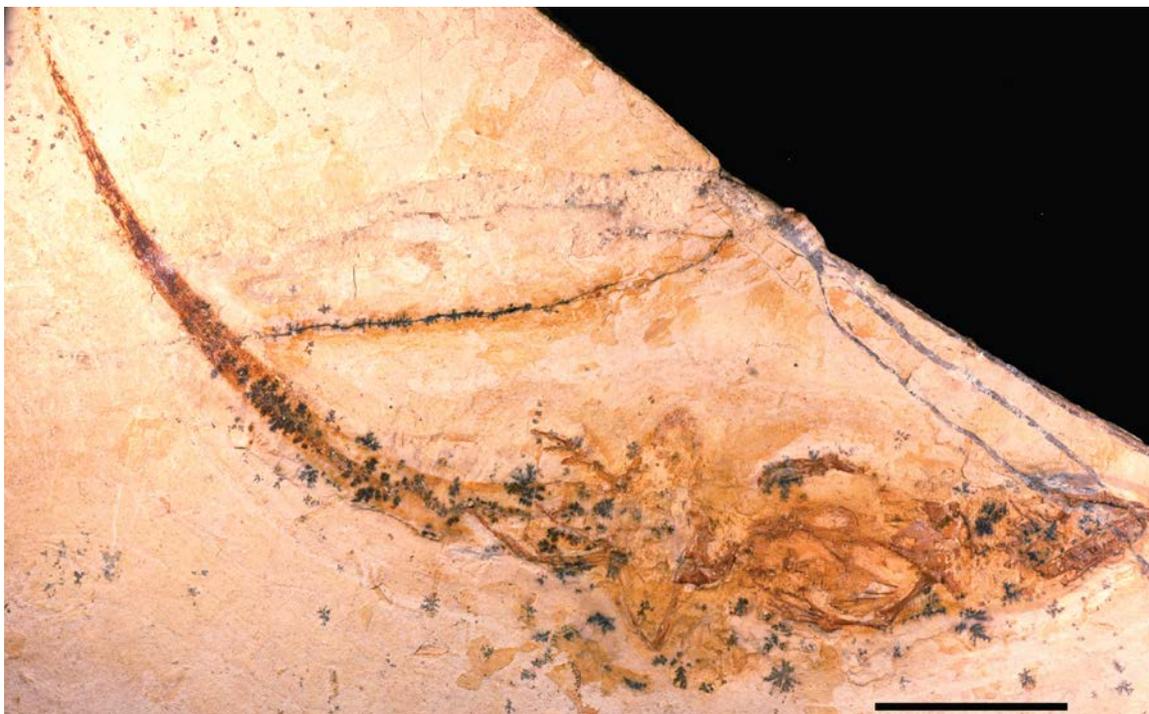
**Figura 73** Esqueleto de *Olindalacerta brasiliensis*, Holótipo. **A**, Parte; **B**, Contraparte; **C**, Reconstrução. Escala 1 mm. Figuras retiradas e modificadas de Evans e Yamuboto (1998).

<sup>27</sup> No original é usado o termo *wildcard*



**Figura 74.** Análises filogenéticas de Simões *et al.* (2014), com destaque para os taxa da Formação Crato. **A**, topologia resultante usando a matriz de Conrad (2008). **B**, topologia resultante usando a matriz de Gauthier *et al.*, 2012. Abreviações: A, Autarchoglossa; An, Anguimorpha; L, Lacertoidea; Lf, Lacertiformes; M, Mosasauria; P, Polyglyphanodontidae; S, Scleroglossa; Sc, Scincomorpha. Retirado de Simões *et al.* (2014).

*Tijubina ponteii* foi descrito originalmente por Bomfim-Júnior e Marques (1997) e, posteriormente Simões (2012) fez uma revisão sobre este táxon, já que este autor considerou que alguns caracteres diagnósticos da espécie não haviam sido levados em consideração na descrição original. O holótipo e único exemplar está constituído por um esqueleto articulado com 46,64 mm de comprimento (do rostro até a pélvis) (Figura 75), o qual preserva poucos elementos do crânio associados às mandíbulas, grande parte da cintura peitoral e membros anteriores, algumas costelas torácicas, parte da cintura pélvica e a porção distal dos membros posteriores. Apesar de muitos elementos estarem ausentes no esqueleto, a impressão destes foi conservada, assim como também impressões da pele (BOMFIM-JÚNIOR; MARQUES, 1997; SIMÕES, 2012). Na descrição original, Bomfim-Júnior e Marques (1997) relacionaram *T. ponteii* com a família Teiidae por apresentar dentes pleurodontes; presença de cinco vértebras cervicais; clavícula; esterno bem desenvolvido; membros posteriores com cinco dedos, e um grande desenvolvimento dos dedos IV e V semelhante ao desenvolvimento dos mesmos em *Cnemidophorus ocellifer* (Teiido); também as escamas foram referidas como semelhantes às presentes nos teiidos *Ameiva ameiva* e *C. ocellifer*.



**Figura 75.** Esqueleto articulado de *Tijubina ponteii*, holótipo. Escala 20 mm. Retirado de Simões (2012).

Simões (2012) indica que o holótipo de *T. ponteii* pertence a um organismo imaturo e identifica duas diferenças entre *T. ponteii* e *O. brasiliensis* que permitem justificar que ambas são espécies válidas. Estas diferenças são (1) que *T. ponteii* não apresenta um forte ramo posterodorsal (coronoide) do dentário, característica presente em *O. brasiliensis*; de fato só apresenta uma sutura irregular dorso-ventral que separa o dentário do supra-angular, caráter que se verifica no clado Evansauria de Conrad (2008); e (2) as proporções entre o comprimento da tibia e da fíbula em relação ao fêmur: no caso de *O. brasiliensis* tibia e fíbula perfazem 80% do comprimento femoral, enquanto em *T. ponteii* são quase do mesmo tamanho (98%)<sup>28</sup> (SIMÕES, 2012). O autor menciona que existem diversos caracteres que não podem ser codificados em *T. ponteii*, já que vários elementos do crânio não estão preservados, e justamente estes elementos são informativos para as análises filogenéticas e seu posicionamento dentro do clado Squamata. Ainda assim, ele argumenta que algumas características no pós-crânio ajudam na sua inclusão dentro de Squamata (Scleroglossa). Algumas características que vinculam *T. ponteii* a Scleroglossa são: interclavícula cruciforme com um processo anterior distintivo; um processo estreito da sínfise púbica e relativamente extenso; e clavículas angulosas. Adicionalmente, a ausência de um processo posterior distintivo no dentário e costelas pré-sacrais sem expansão anterior posicionam *T. ponteii* dentro de Evansauria. Por último, a ausência de coracoide emarginado em sua porção posterior ajuda a descartar uma relação desta espécie aos Teiioidea (*sensu* ESTES *et al.*, 1988, LEE 1998, CONRAD, 2008), como tinha sido feito na descrição original de Bomfim-Júnior e Marques (1997) (SIMÕES, 2012). Pelo anterior Simões (2012) concluiu que *Tijubina ponteii* ocupa uma posição basal entre os Scleroglossa, ligeiramente mais derivada que *Olindalacerta* (SIMÕES, 2012).

Em novas análises feitas por Simões *et al.* (2015a), usando a matriz de Conrad (2008), *Tijubina* e *Olindalacerta* foram recuperados dentro de Poliglyfanodontidae (Polyglyphanodontidae). *Tijubina* cai dentro de Evansauria

---

<sup>28</sup> Simões *et al.* (2015a) mencionam que as proporções dos membros podem refletir um sinal ontogenético em alguns grupos, a exemplo de alguns escleroglossas que exibem uma alta modificação nas proporções dos membros durante a ontogenia, e diferentemente do que acontece em iguanidos (onde as proporções são mantidas).

pela ausência do processo do dentário é a presença de vértebras procélicas. Do mesmo modo, o caráter que inclui *Tijubina* em Scincomorpha é: a presença de um processo sinfisial alongado do púbis. Finalmente, com base na perda da fusão entre os ossos supra-aangular, pré-articular e articular, *Tijubina* é incluso dentro de Polyglyphanodontidae (Figura 74A). Ao usar a matriz de Gauthier *et al.* (2012) *Tijubina* cai dentro de uma politomia junto com polyglyphanodontidos e junto com Mosasauria + Scleroglossa (Figura 74B), pelo qual os autores propõem a posição de *Tijubina* entre ou intimamente relacionado com os poliglifanodontidos (SIMÕES; CALDWELL, KELLNER). Já no caso de *Olindalacerta*, devido ao fato de comportar-se como um *rogue* táxon na matriz de Gauthier *et al.* (2012), Simões *et al.*, (2015) preferem ser cautelosos, além de só ter alguns caracteres que poderiam suportar *Olindalacerta* dentro de Scleroglossa (SIMÕES; CALDWELL, KELLNER, 2015a).

O terceiro táxon, também proveniente da Formação Crato, corresponde à espécie recentemente descrita, *Calanguban alamo* Simões *et al.*, 2015a. Representado unicamente por um espécime (Figura 76), que corresponde a um esqueleto incompleto com crânio, membros, vértebras dorsais e caudais preservadas e impressão da linha externa do corpo (tecidos moles). Segundo Simões *et al.* (2015a), também é considerado um organismo juvenil, embora seu estado ontogenético seja mais avançado do que *Olindalacerta brasiliensis*, e mais imaturo que *Tijubina ponte*. Os autores observaram diferenças morfológicas, quando da comparação entre *Calanguban alamo*, *Olindalacerta brasiliensis* e *Tijubina ponte*, o que justifica que sejam espécies diferentes. No caso de *C. alamo* contra *O. brasiliensis*, estas diferenças são: em *Calanguban* o bordo posterior do parietal não apresenta processos nem é emarginado, diferente de *Olindalacerta* que apresenta dois processos posteriores; além disso, a margem lateral do parietal em *Calanguban* é fortemente côncava, enquanto que em *Olindalacerta* a concavidade é débil; *Olindalacerta* apresenta costelas afuniladas, enquanto as costelas de *Calanguban* são uniformemente delgadas ao longo de seu comprimento; por último a proporção entre os membros anteriores e posteriores em *Calanguban* é de 0,942, enquanto em *Olindalacerta* é de 0,650, atingindo uma diferença de 30%, o que é suficientemente considerável para se descartar tratar-se diferenças

ontogenéticas<sup>29</sup>. Já no caso das diferenças entre *Calanguban* e *Tijubina*, temos que: em *Calanguban* a clavícula é fortemente curvada (com forma de foice), e em *Tijubina* esta é levemente curvada; o pterigoide em *Calanguban* é robusto e reto na porção anterior, enquanto que em *Tijubina* ele é ligeiramente curvado medialmente; em *Calanguban* a penúltima falange do membro anterior está presente e é alongada<sup>30</sup>, enquanto que em *Tijubina* não está presente (SIMÕES; CALDWELL, KELLNER, 2015a).



**Figura 76.** Esqueleto de *Calanguban alamoj*, holótipo. Escala: 20 mm. Retirado e modificado de Simões *et al.* (2015a).

Simões *et al.* (2015a) testaram as relações filogenéticas de *Calanguban* usando duas matrizes já existentes, a matriz de Conrad (2008) e a matriz de Gauthier *et al.* (2012). Usando a matriz de Conrad (2008), *Calanguban* cai dentro de Scleroglossa (Figura 75 A), devido aos seguintes caracteres: um pós-frontal medialmente bifurcado; ausência do processo dorsal do esquamosal; e as clavículas fortemente curvadas. Por outro lado, os caracteres que o incluem dentro de Evansauria são: vértebras procélicas; parte dorsal do frontal posicionada ventralmente ao parietal. E, finalmente, em Autarchoglossa, pela presença de jugais angulosos. Já ao usar a matriz de Gauthier *et al.* (2012),

<sup>29</sup> *Idem* nota 10

<sup>30</sup> Esta característica também está presente em *Scandensia ciervensis* Evans e Barbadillo, 1998, do Eocretáceo da Espanha (Las Hoyas), o que poderia ser interpretado como uma convergência pelo tipo de hábito (SIMÕES, *et al.*, 2015a).

Simões *et al.* (2015a) obtiveram que *Calanguban* posiciona-se na base de Scleroglossa (Figura 75 B), embora seja gerada uma politomia. Concluindo, os autores sugerem que *Calanguban* é o registro sulamericano inequívoco mais antigo de Scleroglossa não-Serpentes (não-pythomorpha) (SIMÕES; CALDWELL, KELLNER, 2015a).

Para o Cretáceo Superior brasileiro, temos *Pristiguana brasiliensis*, descrito por Estes e Price (1973), que corresponde ao primeiro registro de um lagarto para o Brasil. O holótipo corresponde a um esqueleto desarticulado exposto em um pequeno bloco, do qual se preservam os seguintes elementos: frontais; pterigoide esquerdo; dentário esquerdo com dentes (Figura 77); supra-angular direito; úmero esquerdo; e fragmentos não identificados. O material provém da Formação Marília (Campaniano-Maastrichtiano), Grupo Bauru, na cidade de Peirópolis (Uberaba, Minas Gerais) (ESTES; PRICE, 1973; NAVA; MARTINELLI, 2011). A presença do forame parietal sobre o limite frontoparietal, dentes colunares e marcadamente tricuspídeos, e um pterigoide com dentes são características que possibilitaram relacionar *P. brasiliensis* com a família Iguanidae (*sensu* Conrad, 2008). No entanto, os autores também discutem algumas características em comum com outros grupos de lagartos, por exemplo, com os Teiidae cretácicos, como a presença de dentes tricuspídeos com lados retos e um canal de Meckel amplamente aberto (ESTES; PRICE, 1973). Outros autores continuaram questionando suas relações dentro de Squamata, tendo como sugestão estar mais relacionado com os teídeos que com os iguanídeos (*e.g.* BORUSUK-BIALYNCKA; Mody (1984 *apud* MARTINELLI; TEIXEIRA, 2015)); ou mais recentemente nas análises filogenéticas desenvolvidas por Daza *et al.* (2012), *Pristiguana brasiliensis* cai no mesmo grupo que *Huehuecuetzpalli mixtecus*, constituindo o grupo-irmão de Iguania (DAZA *et al.*, 2012; ALBINO; BRIZUELA, 2015).



**Figura 77.** *Pristiguana brasiliensis*, dentário esquerdo pertencente ao holótipo . A, vista lingual; B, vista lateral. Escala: 5 mm. Retirado e modificado de Estes e Price (1973)

*Brasiliguana prudentis* Nava e Martinelli, 2011, é conhecido unicamente pelo holótipo, um maxilar esquerdo com dez dentes preservados, parcialmente completos, e o espaço de outros quatro (Figura 78). O material provém da Formação Adamantina (Turoniano-Santoniano) do Grupo Bauru, de uma localidade perto de Presidente Prudente no estado de São Paulo. Quando foi descrito por Nava e Martinelli (2011), dos lagartos neocretáceos brasileiros só era conhecido *Pristiguana*, através de material craniano. Apesar de não se conhecer a região maxilar de *Pristiguana*, os autores fizeram algumas comparações entre a dentição deste (baseada nos dentes do dentário) com a dentição maxilar de *Brasiliguana*, assumindo um padrão de semelhança entre a morfologia da dentição superior e inferior. As seguintes diferenças foram apontadas para justificar que são espécies distintas: em *Pristiguana* as cúspides acessórias são relativamente maiores e as coroas e as raízes mais altas que em *Brasiliguana*; os dentes em *Brasiliguana* encontram-se mais juntos do que em *Pristiguana*; o dente posterior cônico e curvado de *Brasiliguana* não está presente na dentição inferior de *Pristiguana*; os dentes de *Pristiguana* são colunares com os lados paralelos, enquanto que em *Brasiliguana* as coroas têm aparência bulbosa (NAVA; MARTINELLI, 2011).

Pelas seguintes características *Brasiliguana* foi relacionado aos Iguania: o padrão dos *pits* de substituição dentária em *Brasiliguana* lembra o característico padrão de Iguania; ausência de ornamentação no maxilar como acontece em Iguania não- Priscagamidae + Acrodonta (*sensu* CONRAD 2008); e implantação dentária lábio-pleurodonte. Além disso, a forma dos processos

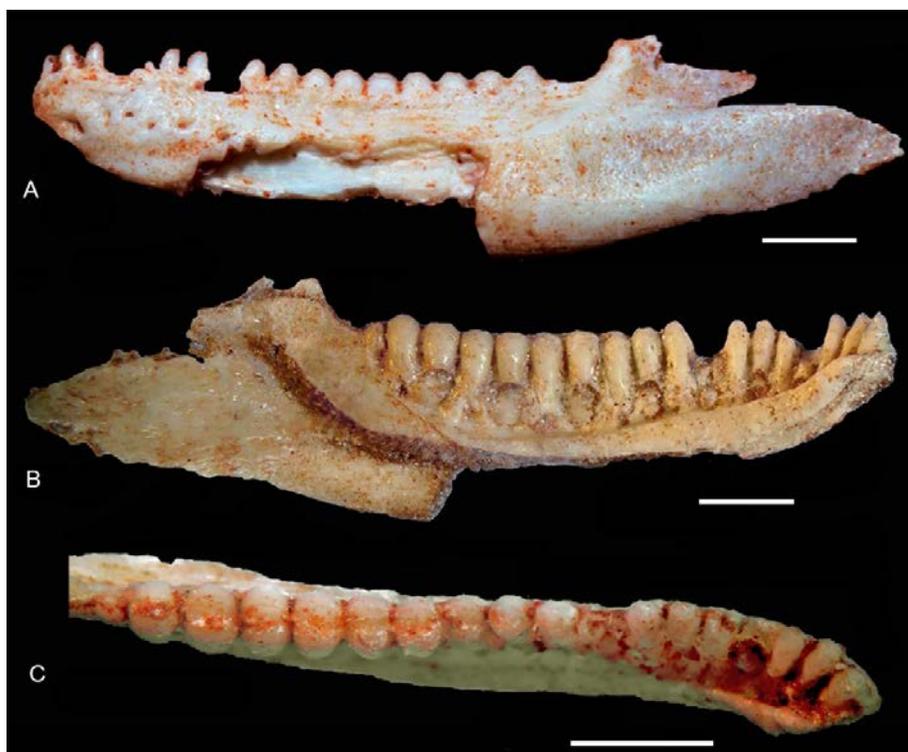
pré-maxilar (longo e delgado) e nasal (com a margem anterior pobremente inclinada), a linha de foramina nutricionais, com sua disposição por cima da margem dental, e a forma da órbita na qual contribui o maxilar, lembram outros fósseis de *Iguania* do Neocretáceo da Mongólia (e.g., *Saichangurvel davidsoni*; *Temujinia ellisoni*), embora *Brasiliguana* difira destes na ausência de coroas complexas e com flanges. Pelo anterior, Nava e Martinelli (2011) sugerem que *Brasiliguana* é um *Iguania* plesiomórfico não-Priscagamidae + Acrodonta (*sensu* CONRAD 2008).



**Figura 78.** *Brasiliguana prudentis*, holótipo, maxilar esquerdo. **A**, vista lateral; **B**, vista ventral. Escala 1 mm. Retirado e modificado de Nava e Martinelli (2011).

Mais um táxon do Neocretáceo brasileiro é *Gueragama sulamaericana*, recentemente descrito por Simões *et al.* (2015b) e conhecido pelo holótipo, um dentário direito quase completo (Figura 79); além disso, existe um material não preparado que parece se tratar de um maxilar com dentes (CP.V2188). O material provém da Formação Goio-Erê (Turoniano-Campaniano), do Grupo Caiuá (Bacia Bauru), e a localidade se encontra em Cruzeiro do Oeste, no estado do Paraná. Embora *Gueragama* tenha alguns caracteres em comum com os rincocefálios (e.g., um processo coronoide alongado no dentário), estes geralmente têm uma dentição totalmente acrodonte, não apresentam

substituição dentária, e tem um canal de Meckel fechado. *Gueragama*, por outro lado, tem uma dentição pleuroacrodonte nas séries posteriores e pleurodonte nas séries anteriores, além de substituição dentária, e um canal de Meckel aberto (diferente também dos crown-Acrodonta). *Gueragama* compartilha com os Iguaniaiguanius a plataforma subdental; dentes muito próximos entre si; e dentes de substituição posicionados lingualmente. Já, entre as similaridades entre *Gueragama* e lagartos Acrodonta podemos enumerar: um dentário curto com um número de dentes menor comparado com a condição basal dos lepidossauros; uma sínfise alongada e quase horizontal; um processo posterior do dentário sem divisão e reto, separado do processo coronoide por um pequeno espaço através do qual o forame supra-angular anterior fica aberto; processo coronoide com um componente posterior o qual cobre a superfície lateral do coronoide; uma crista sobre a margem lateral do dentário que o conecta com o processo coronoide; esplenial pequeno ou ausente; faceta angular anteriormente alongada sobre o dentário. Por último, na análise filogenética de Simões *et al.*, (2015b), *Gueragama* cai em Iguania, dentro dos *stem*-Acrodonta, bem mais relacionado com o grupo coronal Acrodonta do que com os Priscagamidae.



**Figura 79.** *Gueragama sulamericana* (holótipo), dentário direito **A**, vista lateral; **B**, vista lingual; **C**, vista oclusal. Escala: 2 mm. Retirado e modificado de Simões *et al.* (2015b).

#### 4.3.3.3. Comentários sobre os Lepidosauromorpha do Triássico do Rio Grande do Sul conhecidos antes do desenvolvimento da presente tese

Nos afloramentos Linha São Luiz e Sesmaria do Pinhal (ver seção 4.1), os restos de *Clevosaurus brasiliensis* são numerosos, perfazendo cerca de 80 espécimes catalogados somente no Laboratório de Paleontologia de Vertebrados do DPE/IGEO-UFRGS. Estes correspondem a cerca de 50% da abundância relativa da associação faunística recuperada (BOLZE *et al.*, 2015). Em contraste, apenas um espécime de *Cargninia enigmatica* foi até hoje reportado. A seguir, breves informações sobre o estado atual do conhecimento sobre estes dois *taxa* são apresentadas.

##### ***Clevosaurus brasiliensis* Bonaparte & Sues, 2006**

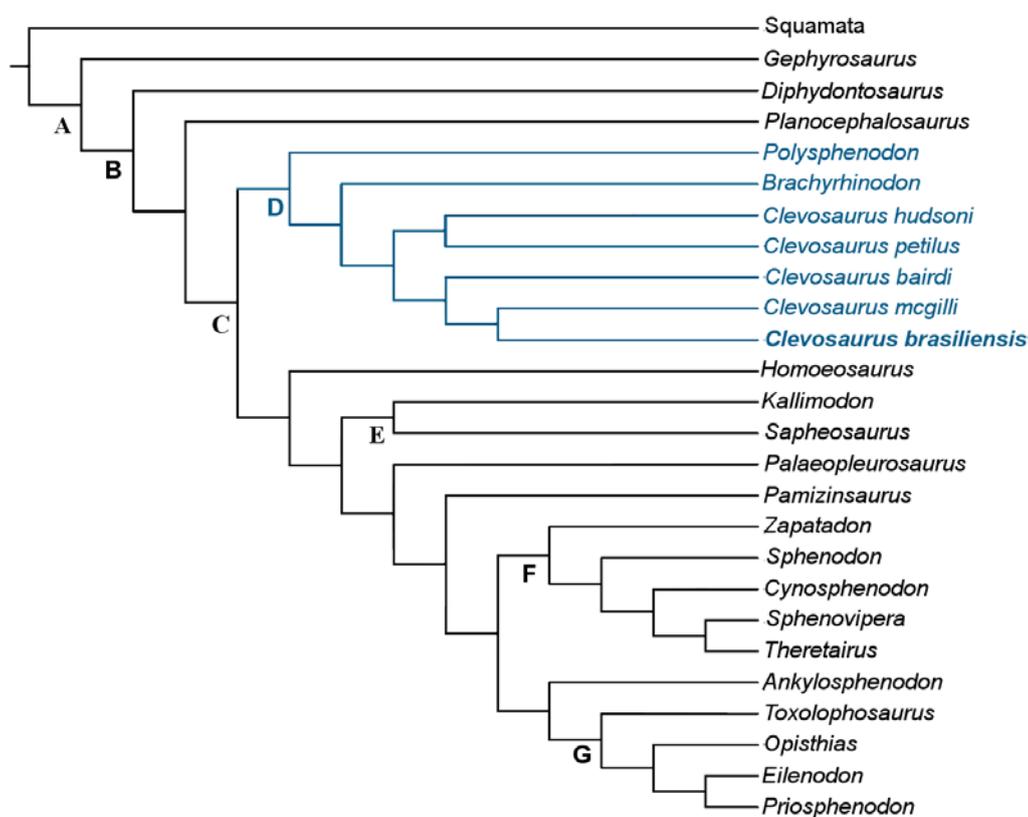
A primeira menção da presença de um esfenodonte no Triássico do Rio Grande do Sul foi feita em um resumo técnico apresentado nas Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, em 1998, por Ferigolo e colaboradores Ferigolo *et al.*, (1998 *apud* FERIGOLO, 2009). Posteriormente, no livro “Paleontologia do Rio Grande do Sul”, editado por Holz & De Ros, no ano 2000, foi reportado e figurado pela primeira vez o espécime MCN-PV-2852 (crânio e mandíbulas não articulados) que posteriormente Hsiou *et al.* (2015) viriam reconhecer com pertencente a *C. brasiliensis*. Ferigolo apresentou o material no capítulo intitulado: “Esfenodontídeos do Neo-Triássico/?Jurássico do Estado do Rio Grande do sul”. Ferigolo (2000) propôs que dito material pertenceria a um novo gênero não nominado, mas filogeneticamente próximo a *Clevosaurus*. Posteriormente, Bonaparte e Sues (2006), com base em dois novos achados, descreveram o holótipo UFRGS-PV-0748-T (sincrânio de um adulto) (Figura 4C) e o material de referência UFRGS-PV-0613-T (sincrânio de um indivíduo juvenil), como pertencentes ao gênero *Clevosaurus*. Neste mesmo trabalho comentam que o exemplar MCN-PV2852 trata-se também de *C. brasiliensis* (o que viria a ser confirmado por Hsiou *et al.*, 2015).

A seguir a diagnose de *Clevosuarus brasiliensis* segundo Bonarparte e Sues (2006): distingue-se das outras espécies referidas a *Clevosaurus*, pela

seguinte combinação de estados de caráter: região anterorbital muito curta, compreendendo cerca de 20% do comprimento total do crânio; pterigoide com duas fileiras longitudinais de dentes, e três ou quatro dentes adicionais na região lateral e posterior da fileira dos dentes longitudinais; na maxila das formas adultas apresenta dois dentes com flanges, seguidos por um ou dois dentes pequenos subcônicos. É importante observar que as proporções do crânio podem mudar durante o desenvolvimento ontogenético, assim como também mencionar que o holótipo é um exemplar com crânio e mandíbula em oclusão e, portanto, não é possível observar o número total de dentes presentes. Bonaparte e Sues (2006), com base nos resultados das análises filogenéticas de Wu (1994) e Reynoso (1996), nas quais aparece já reconhecido o grupo informal “Clevosaurus”, formalizaram o grupo como a família Clevosauridae, a qual compreende o grupo que reúne o último ancestral-comum de *Brachyrhinodon*, *Polysphenodon* e *Clevosaurus* e todos seus descendentes, com a seguinte diagnose (modificada de REYNOSO, 1996): comprimento da região anterorbital 1/4 ou menor do comprimento total do crânio; comprimento da fenestra temporal inferior mais que 1/4 do comprimento total do crânio; processo anterior (pré-maxilar) da maxila pequeno ou ausente [a maxila é excluída na formação da margem posterior da narina em *Clevosaurus*; condição incerta em *Brachyrhinodon* segundo Fraser e Benton (1998 *apud* BONAPARTE; SUES, 2006). O clado é pouco reconhecido, sendo citado unicamente nos trabalhos cujo alvo é *C. brasiliensis* (e.g., ARANTES; SOARES, SCHULTZ, 2009; HSIU; DE FRANÇA, FERIGOLO, 2015; ROMO DE VIVAR; SOARES, 2015), nos quais é mantido como “família” (*sensu* Bonaparte e Sues, 2006).

Em 2009, Arantes e colaboradores, descrevem materiais pós-cranianos de *C. brasiliensis*, e, no mesmo trabalho, realizaram uma análise filogenética a partir dos caracteres cranianos observados no holótipo por Bonaparte e Sues (2006) e do levantamento de caracteres do pós-crânio. Com base na matriz de Apesteguía e Novas (2003), as árvores obtidas posicionam a *C. brasiliensis* como táxon-irmão de *C. hudsoni*, suportando o clado Clevosauridae. Posteriormente, em 2011, Arantes, dentro de sua dissertação de mestrado descreve novos materiais, constituídos principalmente por crânios

e sincrânios, e finalmente realiza uma nova análise cladística, com base na matriz de Apesteguía e Novas (2003). Em seus resultados, a confirmação da monofilia de Clevosauridae é mantida, incluindo os gêneros *Polysphenodon*, *Brachyrhinodon* e *Clevosaurus*. A qual é definida pelas seguintes sinaporfias: (1) região anterorbital  $\frac{1}{4}$  ou menor do comprimento total do crânio; (2) uma fileira de dentes palatinos, mais um dente isolado. Junto com duas sinaporfias ambíguas: (1) processo dorsal do jugal estreito e alongado; (2) abertura posterior da vacuidade interpterigoide tão larga quanto a vacuidade (Arantes, 2011) (Figura 80).



**Figura 80.** Cladograma mostrando as relações dentro de Rhynchocephalia. Retirado de Romo de Vivar, 2014 e modificado de Arantes, 2011. **A**, Rhynchocephalia; **B**, Sphenodontia; **C**, Sphenodontidae; **D**, Clevosauridae; **E**, Sappeosauridae; **F**, Sphendontinae; **G**, Opisthodontia.

Em 2015, foi publicado por Romo de Vivar e Soares, um estudo morfogeométrico sobre a variação da forma nos dentários de 17 espécimes de *C. brasiliensis* da coleção do Laboratório de Paleontologia de Vertebrados do DPE/IGEO-UFRGS. Os resultados apontaram a que a maior porcentagem da variação da forma está relacionada com o processo ontogenético, o qual

consiste em um desenvolvimento alométrico, onde a porção posterior do dentário (do último dente adicional até a extremidade posterior do dentário) tem um maior crescimento em relação à porção anterior (portadora dos dentes). Tal crescimento é similar ao já descrito para outros rincocefálios. Os autores observaram diferenças no padrão de desgaste dos dentes entre os organismos juvenis e adultos, o que levou a inferir que, assim como acontece em *Sphenodon*, *C. brasiliensis* teria dietas diferenciadas entre os juvenis, que seriam insetívoros, já os adultos seriam omnívoros. E por último, os autores observaram um crescimento de osso secundário no dentário de *C. brasiliensis* adultos, maior que em outros *Clevosaurus*, o qual pode estar relacionado com uma maior exploração da herbivoria nesta espécie.

Hsiou, De França, e Ferigolo (2015) descrevem detalhadamente o exemplar MCN-PV2852, anteriormente reportado por Ferigolo (2000), junto com uma revisão sistemática das espécies de *Clevosarus*. Confirmaram as observações de Bonaparte e Sues (2006) sobre o exemplar se tratar efetivamente de *Clevosaurus brasiliensis*. Em sua análise filogenética o clado Clevosauridae é suportado pelas seguintes sinapomorfias: (1) região anterorbital formada por 1/4 do comprimento do crânio (revertido entre um 1/3 a 1/4 em *C. brasiliensis*, *C. wangi*, e *C. petilus*); (2) processo dorsal do jugal estreito e alongado; (3) os dentes do palatino formando uma única fileira a mais e um dente isolado. Os autores redefinem Clevosauridae como o grupo composto por todos os taxa mais estreitamente relacionados com *Clevosaurus* do que com *Sphenodon*. Neste grupo estão inclusos: *Polysphenodon*, *Brachyrhinodon*, *C. bairdi*, *C. brasiliensis*, *C. convalis*, *C. hudsoni*, *C. mcgilli*, *C. wangi*, e *C. sp* (sensu HSIU; DE FRANÇA, FERIGOLO, 2015), cabe lembrar, como já foi mencionado, que em novas análises apontam que *Polysphenodon* não seja membro de Clevosauridae. Nesse mesmo trabalho, de Hsiou, De França, e Ferigolo (2015), os autores apresentam uma diagnose emendada para *Clevosaurus brasiliensis*: esfenodonte clevosaurídeo que se distingue de outros Clevosauridae por apresentar a borda posterior do parietal ligeiramente encurvada medialmente; o forame parietal posicionado no mesmo nível que a fenestra supratemporal; o ângulo entre a margem anterior e o eixo longitudinal do dentário é menor que 120° em vista lateral; flanges póstero-mediais dos

dentes posteriores do maxilar ausentes ou pouco visíveis, assim como os flanges anterolaterais dos dentes do dentário (HSIOU; DE FRANÇA, FERIGOLO, 2015).

### ***Cargninia enigmatica* Bonaparte, Schultz, Soares & Martinelli, 2010**

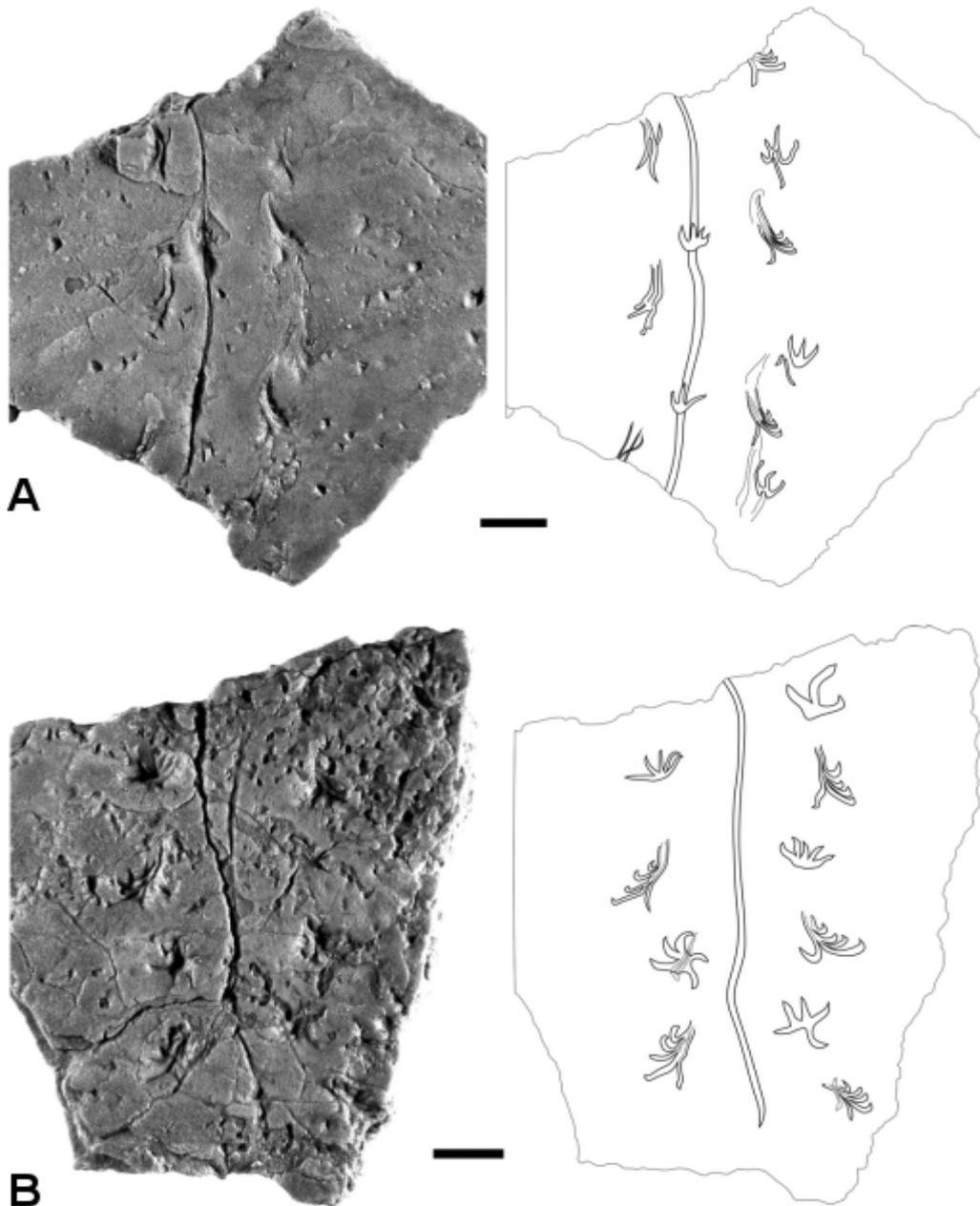
A descrição e a diagnose de *Cargninia enigmatica*, foram apresentadas por Bonaparte *et al.* (2010), em um trabalho integrador sobre a fauna da localidade Linha de São Luiz, em Faxinal do Soturno. O holótipo é conhecido unicamente por um fragmento de dentário esquerdo com seis dentes (UFRGS-PV-1027-T) (Figura 8). Apesar de não ter sido realizada uma análise cladística, os autores relacionaram o novo espécime à família de lepidossauros não-Lepidosauria Kuenheosauridae. Segundo os autores, a diagnose de *Cargninia* é a que segue: dentário mais baixo e com dentes maiores que em *Kuehneosaurus*, sendo similar a *Icarosaurus*, embora com dentes mais grossos. A altura do dentário é maior que em *Paliguana*. Dentes menores e mais numerosos do que os do táxon chinês *Fulengia youngi*<sup>31</sup>.

### **Outros registros**

Finalmente há registros de icnitos lacertiformes provenientes do “Membro Alemoa da Formação Santa Maria”, correspondente à Sequência Candelária (Zona de Associação de *Hyperodapedon*), pertencentes ao icnogênero *Rhynchosauroides* (Figura 81). Estas pegadas foram interpretadas como feitas em substrato aquático ou subaquático por Costa da Silva *et al.* (2008). A este icnogênero tradicionalmente é atribuído algum membro de *Rhynchocephalia* como produtor (DA SILVA *et al.*, 2008). Tal registro não seria de se estranhar, pois no topo da Sequência Candelária (HORN *et al.*, 2014), Zona de Associação de *Rio-grandia*, de idade mais jovem, ocorrem *Clevosaurus brasiliensis* e *Cargninia enigmatica* (um lepidossauro não-rincocefálio). Além disso, uma maxila e pré-maxila associadas à parte de uma mandíbula (MMACR PV-027-T, MMACR PV-028-T E MMACR PV-029-T), coletadas em Candelária, foram identificadas como pertencentes a um rincocefálio também

<sup>31</sup> Este táxon não é mais considerado um Lepidosauromorphaa, pois Evans e Milner (1998) consideraram um Prosauropoda.

relacionado à Zona de Associação de *Hyperodapedon* (PRETTO; LIPARINI, SHULTZ, 2011). Este material que pertence a um rincocefálio basal se encontra em estudo por Hsiou e colaboradores (*in press*).



**Figura 81.** *Rhynchosauroides retroversipes*, **A.** MCN-PIC.001, **B.** MCN-PIC.002. Escala 1 cm. Retirado e modificado de Da Silva *et al.* (2008).

## 5. ANÁLISE INTEGRADORA

Nesta seção serão apresentados os conteúdos dos quatro artigos integrantes da tese. Destes quatro artigos, o primeiro já foi publicado, o segundo, encontra-se em fase de revisão, e, finalmente, os últimos dois foram submetidos, aguardando o resultado da avaliação.

**ARTIGO 1.** ROMO DE VIVAR MARTINEZ, P.R., Martinelli, A.G., Paes Neto, V.D., Soares M.B. **Evidence of osteomyelitis in the dentary of the late Triassic rhynchocephalian *Clevosaurus brasiliensis* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from southern Brazil and behavioural implications.** Publicado no periódico *Historical Biology*, 29(3): 320-327, 2017.

Foram analisados 17 espécimes dos cerca de 80 catalogados como *C. brasiliensis* no Laboratório de Paleontologia de Vertebrados do DPE/IGEO-UFRGS, os quais conservam a parte anterior do dentário. Destes 17 exemplares, unicamente nove têm a vista lateral acessível. Cinco destes nove exemplares apresentam uma série de pequenos pits e sulcos curtos, próximos à região da sínfise, os quais estão em distintas fases de desenvolvimento, dando a aparência de uma superfície rugosa. Estas superfícies indicam um crescimento excessivo do tecido ósseo ou formação de calo ósseo. Estas feições lembram as estruturas externas formadas nos ossos submetidos a infecções, e são semelhantes às observadas em indivíduos de *Sphenodon punctatus* que sofreram osteomielite. Com base nisso, a causa das feições anômalas observadas nos fósseis de *C. brasiliensis* foi atribuída à mesma patologia infecciosa. Duas possíveis hipóteses sobre a causa das infecções foram levantadas: 1) poderiam ser resultado dos movimentos ortais da mandíbula durante a alimentação, gerando as lesões pelo impacto dos dentes premaxilares, e sua subsequente infecção; 2) seriam resultado de ferimentos subsequentemente infectados ocorridos durante embates territoriais entre machos, ou por locais de aninhamento entre fêmeas (como ocorre atualmente em *Sphenodon punctatus*). Uma vez que tais lesões em *Sphenodon*, são decorrentes de embates, a segunda hipótese ganha mais força. Neste caso, poderia se afirmar que este tipo de comportamento é conservativo dentro dos Lepidosauria, já que, além de estar presente em *S. punctatus*, em alguns

membros de Squamata (e.g. no gênero fóssil *Mosasaurus*, ou no gênero atual de lagarto *Podarcis erhardii*.) é observável também em um fóssil triássico, cerca de 225 milhões de anos mais antigo. Por último este é o registro mais antigo até agora conhecido de uma patologia em Lepidosauria.

**ARTIGO 2.** ROMO DE VIVAR, P.R. Martinelli, A.G., Hsiou, S.A., Soares M.B. **A New Rhynchocephalian from the Late Triassic of Southern Brazil enhances Eusphenodontian diversity.** Submetido em setembro de 2018 ao *Journal of Systematic Palaeontology*. (Em fase de revisão).

Neste artigo é descrito um novo rincocefálio (gen. et sp. nov.), do Triássico Superior (Noriano), da Sequência Candelária (Supersequência Santa Maria), relacionado à Zona de Associação de *Riograndia*. O material foi coletado no afloramento Linha São Luiz, e está baseado em um único espécime, CAPPA/UFSM 0226, um dentário esquerdo bem preservado correspondente a um estágio ontogenético T2-T3 de Robinson (juvenil). Na análise filogenética realizada, o taxón, posiciona-se como um Eusphenodontia, no entanto exibe um mosaico de caracteres entre os considerados “típicos” dentro dos rincocefália não-euesfenodontes, como um dentário grácil com a margem ventral reta, a presença de uma implantação dentária pleuroacrodonte (pleurodonte na região anterior e acrodonte na região posterior), além de compartilhar com *Gephyrosaurus* e *Diphydontosaurus* uma lâmina pós-sifisial pronunciada. Já a característica da porção anterior do canal de Meckel ser inclinada ventralmente, passando entre a lâmina pós-sinfisila e continuando como um pequeno sulco sobre a faceta da sínfise, é observada também nos neoesfenodontes, como *Cynosphendon* e *Sphenovipera*. Entre as características presentes em euesfenodontes, temos a dentição regionalizada, crescimento de osso secundário e dentes marginais com facetas de desgaste. O novo táxon incrementa a diversidade conhecida da associação faunística de pequenos vertebrados provenientes do afloramento Linha São Luiz, a qual é dominada pela presença de *C. brasiliensis*. Por outro lado, este novo táxon reforça a hipótese de uma diversificação inicial com uma explosão na disparidade morfológica dos Rhynchocephalia ainda no Triássico, seguida de um segundo split dentro de Eusphenodontia. Finalmente, agregamos neste

contexto que, entre o Eotriássico e o Mesotriássico, algumas formas dão origem ao clado Eusphenodontia, enquanto outras formas não-Eusphenodontia continuam paralelamente se diversificando.

**ARTIGO 3.** ROMO DE VIVAR, P.R., Martinelli, A.G., Fonseca, P.H.M., Soares M.B. **To be or not to be: The other side of *Cargninia enigmatica* and others enigmatics remains of Lepidosauromorpha from the Late Triassic of Brazil.** Submetido em fevereiro de 2019 ao periódico *Journal of Vertebrate Palaeontology*.

Neste trabalho foi realizada uma revisão do holótipo de *Cargninia enigmatica* (UFRGS-PV-1027-T), um fragmento posterior de um dentário, reconhecido inicialmente como um lepidosaurio não-rincocefálio por Bonaparte *et al.* (2010). O exemplar foi coletado no afloramento Linha São Luiz, vinculado à Zona de Associação de *Riograndia* do topo da Sequência Candelária (Supersequência Santa Maria), Triássico Superior (Noriano). Deste mesmo afloramento também foram descritos materiais inéditos de outros prováveis lepidossauros não-rincocefálios, um fragmento de dentário (UFRGS-PV-0743-T) e dois fragmentos de uma maxila (UFRGS-PV-0819-T). Inicialmente *Cargninia enigmatica*, foi referido como um Lepidosauria por Bonaparte *et al.*, (2010). Sua diagnose original estava baseada em comparações com membros do grupo Kuehneosauridae (cuja inclusão em Lepidosauromorpha é discutível). Nesta contribuição, o holótipo foi novamente preparado, o que possibilitou acessar alguns caracteres em vista labial, e, em conjunto com uma fotografia antiga do exemplar, foi possível levantar um conjunto de caracteres utilizados em diversas análises filogenéticas sobre Lepidosauromorpha. Com base em comparações com outros lepidosauromorfos, observou-se que *Cargninia enigmatica* apresenta uma série de caracteres bem distribuídos dentro de Lepidosauromorpha, e outros caracteres presentes em membros de Rhynchocephalia e Squamata. Ao apresentar um conjunto de características únicas, foi possível confirmar que *Cargninia enigmatica* é um táxon válido e que, efetivamente, é membro dos Lepidosauromorpha, embora sua identidade taxonômica dentro do grupo não tenha sido resolvida, tampouco suas relações filogenéticas. É fornecida no

artigo a diagnose emendada do táxon, e duas hipóteses são propostas sobre a sua identidade taxonômica: 1) ser um Lepidosauomorpha não-Lepidosauria, ou 2) estar representando já um Lepidosauria basal (em relação a Rhynchocephalia e Squamata). Os resultados obtidos conduzem à visão de que o surgimento de características homoplásicas foi recorrente no grupo Lepidosauomorpha, desde o início de sua história evolutiva. Além da revisão do holótipo, o estudo do fragmento de dentário UFRGS-PV-0743-T, com base em sua dentição, sugere sua vinculação a *C. enigmatica*. Já o maxilar UFRGS-PV-0819-T, de tamanho menor em relação a *C. enigmatica*, e com uma dentição ligeiramente diferente, não apresenta evidências para sua atribuição a *C. enigmatica*. O espécime segue sendo problemático, uma vez que não é possível afirmar que se trata de um táxon novo, embora apresente um conjunto de características que permitem identificá-lo como um lepidossauomorfo, embora não se consiga incluir com certeza dentro de Lepidosauria, se tem a certeza que não seria um rincocefálio.

**ARTIGO 4.** ROMO DE VIVAR, P.R. Martinelli, A.G., Paes Neto, V.D., Scartezini, C., Lacerda, M. Rodrigues, C.N., Soares M.B. **New sphenodontian specimen in the Carnian (Late Triassic) of southern Brazil and comments on the palatine bone of Brazilian rhynchocephalians.** Submetido em fevereiro de 2019 ao periódico *Historical Biology*.

Neste artigo foi descrito um novo registro de Rhynchocephalia, para o município Vale do Sol, proveniente de uma localidade de idade Carniana, vinculada à Zona de Associação (ZA) de *Hyperodapedon*. O registro consiste em um pequeno osso com dentes (MMACR-PV-051-T) que foi interpretado como um fragmento de palatino de um rincocefálio diferente de *Clevosaurus brasiliensis*, e, também, diferente do novo táxon descrito no Artigo 2. Juntamente com o espécime que está sendo descrito por Hsiou e colaboradores (*in press*), também relacionado à ZA de *Hyperodapedon*, mas coletado em Candelária, estas duas ocorrências configuram o registro mais antigo de rincocefálios para América do sul.

Como o espécime MMACR-PV-051-T correspondia a um fragmento de palatino, neste trabalho abriu-se a oportunidade para investigar melhor a

anatomia deste elemento em *Clevosaurus brasiliensis*. Assim, também foi descrito com detalhe o palatino de *C. brasiliensis*, baseado em um exemplar inédito (UFRGS-PV-0827-T), correspondente a um palatino isolado, e no material de referência da espécie (UFRGS-PV-0613-T), um sínclânio de um organismo juvenil com a face palatina exposta. Essa nova descrição, com maior nível de detalhe do palatino, pode contribuir em estudos futuros sobre questões relacionadas à alimentação dos rincocefálios, assim como fornecer informações sobre a evolução de este elemento ósseo dentro do grupo. Por exemplo, foi observada uma estrutura parecida a uma lâmina que aparenta ser a fusão de dentes, topologicamente ocupando o lugar de uma segunda fileira de dentes (em sentido ântero-medial), propondo que esta lâmina poderia ser homóloga à segunda fileira de dentes presente em outros rincocefálios

Na continuação será apresentada, como Quadro 1 uma sistematização das abordagens, resultados e principais conclusões dos artigos da tese.

Artigo	Material	Proveniência	Abordagem e/ou Resultados e/ou Implicações				Principais conclusões
			Anatômico Descritivo	Taxonômico Filogenético	Paleocológico	Paleobiológico	
1	Cinco espécimes de <i>Cl. brasiliensis</i> com a região anterior do dentário preservada:  UFRGS-PV-0748-T (holotipo) UFRGS-PV-0752-T UFRGS-PV-0753-T UFRGS-PV-0754-T UFRGS-PV-0758-T	Faxinal do Soturno  Afloramento Linha São Luiz  Seq. Candelária  <i>Riograndia</i> ZA  Noriano	Descrição e comparação de feições presentes na região anterior do dentário de alguns espécimes. Interpretados como evidência de osteomielite		Etológico, relações entre indivíduos de uma mesma espécie.  Patológicos, relações entre parasita-hospedeiro.	Padrão conservativo dentro dos Lepidosauria.  Mais uma evidência da antiguidade de parasita-hospedeiro relacionado a osteomielite em Lepidosauria.	Evidência da osteomielite em <i>C. brasiliensis</i> . Configurando o registro mais antigo de patologia (osteomielite) em Lepidosauria.  Duas hipóteses não necessariamente excludentes entre si sobre a causa da patologia: i) Lesões pelos movimentos ortais da mandíbula; ii) ferimentos durante embates territoriais, esta última sendo um comportamento conservativo em Lepidosauria.
2	Espécime de <i>gen. et sp nov.</i> :  Dentário bem preservado  CAPPA/UFSM 0226	Faxinal do Soturno  Afloramento Linha São Luiz  Seq. Candelária  <i>Riograndia</i> ZA  Noriano	Descrição de uma nova espécie de rincocefálio, que corresponde a um indivíduo juvenil.  Descrição de algumas feições internas através de Micro-CT.	Os resultados da análise filogenética indicam que o novo táxon pertence ao clado Eusphenodontia.	Incrementa a diversidade conhecida da ZA de <i>Riograndia</i>	Reforça a hipótese sobre uma radiação rápida, no Eotriássico, com uma explosão na disparidade morfológica dos Rhynchocephalia.	O espécime CAPPA/UFSM 0226, corresponde a um gênero e espécie nova de Eusphenodontia.  Entre o Eotriássico e o Mesotriássico, algumas formas dão origem ao clado Eusphenodontia e outras formas não-Eusphenodontia continuam como linhagens a parte.  Em torno do Eotriássico devem ter se originado as principais linhagens do clado Rhynchocephalia.

Artigo	Material	Proveniência	Abordagem e/ou Resultados e/ou Implicações				Principais conclusões
			Anatômico Descritivo	Taxonômico Filogenético	Paleocológico	Paleobiológico	
3	Holótipo de <i>Ca. enigmatica</i> :  UFRGS-PV-1027-T Materiais inéditos:  Fragmento de dentário: UFRGS-PV-0743-T  Dois fragmentos de maxila associados: UFRGS-PV-0819-T	Faxinal do Soturno  Afloramento Linha São Luiz  Seq. Candelária  ZA de <i>Riograndia</i>  Noriano	Descrição do holótipo e novas matérias	Discussão sobre sua identidade taxonômica, porém sem análise filogenética.  Levantamento de caracteres informativos, que poderão ser codificados dentro análises filogenéticas.	Incrementa a proporção de diversidade de pequenos vertebrados para a ZA de <i>Riograndia</i> .	Disponibiliza informações sobre os Lepidosauromorpha do Triássico que ajudam a entender melhor a evolução inicial do grupo.	<i>Ca. enigmatica</i> é um Lepidosauromorpha. O exemplar UFRGS-PV-0743-T foi conferido a esta espécie. Já sobre o exemplar UFRGS-PV-0819-T não foi possível determinar se pertence a esta espécie, embora não se tenha dúvidas de ele pertencer a um Lepidosauromorpha também, diferente dos rincocéfalios.  Existem varias características amplamente distribuídas em diversos grupos de Lepidosauromorpha, sugerindo que homoplasias tenham sido recorrentes.  A importância destes registros, assim como do afloramento Linha São Luiz, para fornecer informações sobre o entendimento da evolução inicial dos Lepidosauromorpha.
4	<i>C. brasiliensis</i> UFRGS-PV-0613-T (material referência)  <i>C. brasiliensis</i> UFRGS-PV-0827-T Palatino  Rhynchocephalia indet. MMACR-PV-051-T Fragmento com dentes	Faxinal do Soturno Afloramento Linha São Luiz Seq. Candelária ZA <i>Riograndia</i> Noriano  Vale do Sol Afloramento Degrau Seq. Candelária ZA <i>Hyperodapedon</i> Carniano	Descritivo e comparativo.  Fornece uma descrição detalhada do palatino de <i>C. brasiliensis</i> , com base em material inédito e revisão de espécimes já conhecidos.  Reporta um novo registro de Rhynchocephalia para o Carniano.		Amplia a diversidade taxonômica da ZA de <i>Hyperodapedon</i>	Acrescenta informações que permitem traçar mudanças anatômicas do palato dos rincocéfalios a partir do Triássico.	A descrição detalhada do palatino de <i>C. brasiliensis</i> fornece informações que auxiliam no entendimento das mudanças anatômicas relacionadas ao palatino, com implicações nos hábitos alimentares e na evolução de alguns palatais.  Juntamente com a nova espécie de rincocéfalo (em artigo de Hisou <i>et al.</i> in press), corresponde ao segundo registro mais antigo de rincocéfalo da América do Sul (Carniano)

### 5.1. Considerações finais.

Os quatro artigos, em seu conjunto, contribuem ao conhecimento sobre a diversidade de lepidossauromorfos do Triássico sulbrasileiro, atingindo a proposta da presente tese. Como se pode observar no Quadro 1, são abordados diferentes aspectos, anatômicos, taxonômicos, filogenéticos, ecológicos e paleobiológicos<sup>32</sup>. Todos os artigos partem de uma base anatômico-descritiva, a qual permite posteriores desdobramentos em outros aspectos, finalmente fornecendo um aporte de informações importantes para se entender os passos iniciais na história evolutiva dos lepidossauromorfos.

Em relação à fauna da Zona de Associação de *Riograndia*, a diversidade conhecida aumentou com a presença do novo táxon (descrito no Artigo 2). Em particular, aumenta a diversidade de rincocefálios, que, apesar de ser o grupo taxonômico mais abundante no afloramento Linha São Luiz (representado por dezenas de espécimes de *C. brasiliensis*), apresentava uma diversidade baixa, constituída por uma única espécie, à diferença dos cinodontes que sendo o segundo grupo mais abundante, é o grupo com maior diversidade.

Da mesma forma, a abundância relativa conhecida de lepidossauromorfos não-rincocefálios aumentou. Isso mostra que, apesar de os registros mais abundantes tenderem a ser de organismos, embora pequenos, mais robustos, como são o caso de *Clevosarus brasiliensis* e dos cinodontes probainognátios, também foram preservados nas camadas do afloramento Linha São Luiz materiais muito frágeis, e de tamanho mínimo, representado por *Cargninia enigmatica*, e os novos registros de lepidossauromorfos (descritos no Artigo 3). Diante desse cenário, me atrevo a extrapolar como hipóteses que o fator principal da ausência do registro de lepidossauromorfos, lepidossauros “basais” e, mesmo esquamados “basais”, estaria fortemente relacionado a um

---

<sup>32</sup> Lembrando que quando surge a paleobiologia como uma subdisciplina da paleontologia nos anos setentas, com o alvo sobre reinterpretções teóricas e quantitativas dos padrões de evolução e extinção enquadrando-se também no campo da biologia evolutiva. Em outras palavras, a paleobiologia lhe interessa os padrões e processos da historia da vida a grande escala (SEPKOSKI 2009a;2009b).

viés tafonômico, como tem sido assinalado por outros autores (e.g., EVANS, 2003), onde está em jogo a fragilidade dos esqueletos e o tipo de ambiente de depósito. Concomitante ao anterior, existe um viés de coleta decorrente do pequeno tamanho e fragilidade dos primeiros lepidossauromorfos, e inclusive dos primeiros lepidossauros, o que provoca que seja difícil achá-los além de serem escassos pela sua probabilidade de preservação. De forma paralela, a distribuição geográfica dos fósseis de Lepidosauria é mais abundante no hemisfério norte, como resultado do que o número de paleontólogos é maior e a história da própria paleontologia neste hemisfério é mais antiga, gerando outro tipo de viés de coleta, onde não se reflete a distribuição dos Lepidosauria no passado e sim a distribuição dos paleontólogos na atualidade, como tem sido assinalado por Evans (2003). Assim, com este cenário, podemos pensar que a diferença ecológica proposta entre Squamata e Rhynchocephalia, esteja influenciada por um viés tafonômico, e pelos tipos de formas iniciais de cada grupo, tendo formas mais frágeis entre os escamados e formas mais robustas nos rincocefálios.

Por último podemos salientar a importância do conteúdo fossilífero do afloramento Linha São Luiz e, também, o afloramento Sesmaria do Pinhal, localizado em Candelária, que compartilham a mesma fauna de microvertebrados (incluindo *C. brasiliensis*, e cinodontes probainognátios), no entendimento da evolução inicial dos lepidossauros. Portanto, coletas sistemáticas devem ocorrer, assim como a preparação de novos materiais e dos materiais inéditos já coletados, depositados nas diferentes instituições que trabalham nestes afloramentos. Essa preparação necessita redobrada atenção, pois, por se tratarem de materiais muito frágeis e pequenos, muitas vezes, passam despercebidos podendo ser jogados fora, e por vezes sendo mal catalogados, como foi o caso dos novos materiais agora descritos (Artigo 3), que foram catalogados inicialmente como *C. brasiliensis*.

Já em relação ao registro do palatino de um rincocefálio indet. para o município Vale do Sol, junto com a nova espécie de um rincocefálio (HSIOU *et al.*, *in press*) coletada no município de Candelária, ambos da Zona de Associação de *Hyperodapedon*, estes configuram os registros mais antigos de rincocefálios na América do Sul. Assim, além de aumentar a diversidade

taxonômica conhecida para esta Zona de Associação, estes registros ampliam o registro temporal e geográfico dos lepidossauros, em particular dos rincocefálios. Cabe observar que são também os registros mais antigos de *Lepidosauromorpha* para América do Sul.

Como foi comentado na seção 4.2.5. *Tendências evolutivas de Lepidosauromorpha a Lepidosauria*, observa-se dentro dos lepidossauros a tendência na redução da dentição palatal. No caso particular dos Rhynchocephalia, a fileira lateral de dentes no palatino é alargada e relativamente numerosa (embora existam algumas exceções) (Quadro A7) e está presente em quase todos os *taxa* conhecidos que apresentam o palatino exposto. Até agora, só é conhecido um taxón que não apresenta dentição neste osso, *Oenosaurus mehlehimensis* do Neojurássico da Alemanha, espécie que também apresenta uma dentição peculiar (RAUHUT *et al.*, 2012). Já em relação às linhas adicionais de dentes no palatino, são escassos os rincocefálios que as apresentam, e, geralmente, todos encontram-se fora de Eusphenodontia. Assim, dentro deste contexto, a presença em *Clevosaurus brasiliensis* de uma estrutura parecida a uma lâmina que aparentemente é produto da fusão de dentes que seriam parte da segunda fileira (em sentido ântero-medial), fornece pistas sobre como estas fileiras dentárias poderiam ter se reduzido, formando estruturas homólogas.

Um padrão interessante observado nos materiais descritos nos artigos 2 e 3 desta tese, provenientes do afloramento Linha São Luiz, diferentes de *Clevosaurus brasiliensis*, é a presença de um mosaico de características consideradas “basais” e “derivadas”. O novo táxon de euesfenodonte (artigo 2), possui características consideradas típicas de Sphenodontia não-Eusphenodontia, misturadas com características distribuídas dentro dos Eusphenodontia. Por outro lado, *Cargninia enigmatica*, junto com as maxilas do *Lepidosauromorpha* indet. (UFRGS-PV-0819-T), exibem um fenômeno parecido, onde características amplamente distribuídas dentro de *Lepidosauromorpha* ocorrem concomitantemente com algumas encontradas tanto em alguns membros de Rhynchocephalia, como em membros de Iguania. Neste caso, como já tem sido apontado por outros autores, estas homoplasias poderiam refletir convergências em relação às estratégias relacionadas à

alimentação.

Embora ainda o tamanho amostral dos Lepidosauromorpha da ZA de *Riograndia* seja pequeno, pode-se esboçar uma analogia com o que ocorre com os cinodontes *Probainognathia* derivados provenientes da mesma ZA, os quais são peças fundamentais no entendimento da origem dos mamíferos. Nesta linha de raciocínio, os lepidosauromorfos da ZA de *Riograndia*, em conjunto a os dois novos rincocéfalios da ZA de *Hyperodapedon*, também passam a ser atores relevantes dentro do entendimento da evolução dos lepidossauros no início do Mesozoico. Em relação a *Clevosaurus brasiliensis*, ao ser o táxon com maior número de exemplares, permite, por um lado, entender melhor sua variação intraespecífica, como já foi abordado em um estudo sobre o dentário do grupo, previamente comentado, e, por outro acessar aspectos ecológicos, como foi desenvolvido no artigo 1, da presente tese, ao se descrever uma patologia no dentário de alguns exemplares. Esta investigação permite pensar que as interações entre parasitas-hospedeiros, que provocam osteomielites em lepidossauros já estavam instauradas desde o Neotriássico, e, provavelmente exista aí um processo de coevolução. Assim mesmo, vale a pena continuar realizando outras aproximações para seguir testando se dentro da amostragem desta espécie, a diversidade intraespecífica responde a fatores ontogenéticos, de dimorfismo sexual, geracionais, etc.

Acredito que a importância dos trabalhos descritivos dentro da paleontologia reside, em primeira instância, no reconhecimento de “que há”, e, mediante o acúmulo desses dados do “o que há” e “do como é”, partir para o reconhecimento de padrões que, posteriormente, nos ajudem a reconstruir os processos. No caso particular da paleobiologia, cujo interesse recai sobre os processos e padrões da história da vida em grande escala, sabemos que se desenvolveu inicialmente com os estudos sobre invertebrados, já que o número amostral tende a ser grande, e, portanto, observar padrões no registro resulta relativamente mais fácil, além de se poder usar métodos estatísticos (SEPKOSKI 2009a; 2009b). Já no caso dos vertebrados, isso torna-se mais difícil, pois os registros são mais escassos, e o acúmulo dos dados tem sido mais lento. Como foi comentado ao longo da seção estado da arte da presente tese, devido ao fato do registro inicial de lepidosauromorfos ser muito escasso

e fragmentado, o maior aporte de informações tem vindo da descrição anatômica, ou seja, “o que há”. Isto é, apenas se está começando a tentar descrever e observar padrões locais em determinados intervalos curtos de tempo, geologicamente falando. A partir daí, podem-se gerar hipóteses sobre os aspectos evolutivos do grupo. Novos achados, ferramentas e metodologias, devem possibilitar que se possa entender melhor a evolução do grupo em grande escala, com diferentes perspectivas de abordagem (filogenética, paleobiológica, tafonômica, paleoecológica, biomecânica).

## 6. REFERÊNCIAS

- ABADALA, F; RIBEIRO A.M. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 286, n. 3, p. 202-217, 2010.
- ALBINO, A.M. El lagarto más antiguo de la Argentina. **ICongreso 'Osvaldo A. Reig' de Vertebradología Básica y Evolutiva e Historia y Filosofía de la Ciencia (Buenos Aires), Resúmenes (2002)**, v. 21, 2002.
- \_\_\_\_\_. Lepidosauromorpha. In GASPARINI, Z; SALGADO, L.; CORIA R.A.(Ed.), **Patagonian Mesozoic Reptiles**. Indiana University Press, Indiana, 2007 p. 87–115.
- \_\_\_\_\_. Evolution of Squamata reptiles in Patagonia based on the fossil record. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 103, n. 2, p. 441-457, 2011
- \_\_\_\_\_; BRIZUELA, S. Santiago. An overview of the South American fossil squamates. **The Anatomical Record**, v. 297, n. 3, p. 349-368, 2014.
- \_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_. AVANCES EN EL CONOCIMIENTO DE LOS REPTILES ESCAMOSOS FÓSILES CONTINENTALES DE AMÉRICA DEL SUR. **Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina**, v. 15, n. 1, 2015.
- ANDREIS, R. BOSSI, G.; MONTARDO, D. O Grupo Rosário do Sul (Triássico) no Rio Grande do Sul. **Anais Congresso Soc. Bras. Geologia**. 31, Camboriú v.2, p. 659-673, 1980.
- APESTEGUÍA, S. A late Campanian sphenodontid (Reptilia, Diapsida) from northern Patagonia. **Comptes Rendus Palevol**, v.4, n.8, p. 663-669, 2005.
- \_\_\_\_\_. **Esfenodontes (Reptilia, Lepidosauria) del Cretácico Superior de Patagonia: Anatomía y Filogenia**. 2008. Teses (Doctorado en Ciencias Naturales ) Universidad de La Plata, La Plata, Argentina, 2008.
- \_\_\_\_\_. Rhynchocephalians: The least known South American Lepidosaurians. In AGNOLIN F.L; LIO G.B; BRISSÓN EGLI F; CHIMENTO N.R; NOVAS, F.E. (Ed) **Historia Evolutiva y Paleobiogeográfica de los Vertebrados de América del Sur**. Contribuciones del MACN, número 6, 2016, p. 7-19.
- \_\_\_\_\_; CARBALLIDO, J. A new eilenodontine (Lepidosauria, Sphenodontidae) from the Lower Cretaceous of central Patagonia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 34, n. 2, p. 303-317, 2014.
- \_\_\_\_\_; JONES M.E.H. A Late Cretaceous "tuatara"(Lepidosauria: Sphenodontinae) from South America. **Cretaceous Research**, v. 34, p. 154-160, 2012.

\_\_\_\_; NOVAS, F.N. Large Cretaceous sphenodontia from Patagonia provides insight into lepidosaur evolution in Gondwana. **Nature**. v.425, p. 609-612, 2003.

\_\_\_\_; ROUGIER, G.W. A late Campanian sphenodontid maxilla from northern Patagonia. **American Museum Novitates**, p. 1-11, 2007.

\_\_\_\_; ANGOLIN, F.L, LIO GABRIEL, L. An early Late Cretaceous lizard from Patagonia, Argentina. **Comptes Rendus Palevol**, v. 4, n. 4, p. 311-315, 2005.

\_\_\_\_; GÓMEZ, R.O; ROUGIER, G.W. A basal sphenodontian (Lepidosauria) from the Jurassic of Patagonia: new insights on the phylogeny and biogeography of gondwanan rhynchocephalians. **Zoological journal of the Linnean Society**. v.166, P.342-360, 2012.

\_\_\_\_; \_\_\_\_; \_\_\_\_\_. The youngest South American rhynchocephalian, a survivor of the K/Pg extinction. In: **Proc. R. Soc. B**. The Royal Society, 2014. p. 20140811.

\_\_\_\_; DAZA, S; SIMÕES, T.R; RAGE, J.C. The first iguanian lizard from the Mesozoic of Africa. **Royal Society Open Science**, v. 3, n. 9, p. 160462, 2016.

ARANTES, Bruno de Amorim. **Novos materiais de Rhynchocephalia da Formação Caturrita Triássico Superior) do Rio Grande do Sul, Brasil: Estudo anatômico e implicações filogenéticas**. 2011. Dissertação (Mestrado em Geociências) - Instituto de Geociências, Universidade Federa do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2011.

\_\_\_\_; SOARES, B.M; SCHULTZ, C.L. Clevosaurus brasiliensis (Lepidosauria, Sphenodontia) do Triássico Superior do Rio Grande do Sul: Anatomia Pós-craniana e Relações filogenéticas. **Revista brasileira de paleontologia** v.12, n.1, p. 199-210, 2009

ATKINS, J.B; FRANZ-ODENDAAL T.A. The sclerotic ring of squamates: an evo-devo-eco perspective. **Journal of anatomy**, v. 229, n. 4, p. 503-513, 2016.

BÁEZ, A.M; MUZZOPAPPA, P; NICOLI, L. Anurans from the Candeleros Formation (? Cenomanian-Turonian) of west-central Argentina: new evidence for pipoid evolution. **Cretaceous Research**, v. 28, n. 6, p. 1005-1016, 2007.

BARBERENA, M. C; ARAÚJO, D.C; LAVINA, E.L; AZEVEDO, S.A.K. O estado atual do conhecimento sobre os tetrápodes permianos e triássicos do Brasil meridional. In: **CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA**. 1985. p. 21-28.

BENTON, M.J. The Triassic reptile Hyperodapedon from Elgin: functional morphology and relationships. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, v. 302, n. 1112, p. 605-718, 1983.

\_\_\_\_. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. **Zoological Journal of the Linnean Society, London**, v. 84, p. 97-164, 1985.

\_\_\_\_\_. **Vetebrate Palaeontology**. United Kingdom: Blackwell Publishing Ltd, 2005. 455 p.

\_\_\_\_\_. Archosaur remains from the otter sandstone formation (Middle Triassic, late Anisian) of Devon, southern UK. **Proceedings of the Geologists' Association**, v. 122, n. 1, p. 25-33, 2011.

\_\_\_\_\_; DONOGHUE, P.C.J; ASHER, R.J; FRIEDMAN, M.N.T.J; VINTHER, J. Constraints on the timescale of animal evolutionary history. **Palaeontologia Electronica**, v.18, n.1, p.1-106, 2015.

BERNIER, P; BARALE, G; BOURSEAU, J.P; BUFFETAUT, E; GAILLARD, C; GALL, J.C; WENZ, S. The lithographic limestones of Cerin (southern Jura Mountains, France). A synthetic approach and environmental interpretation. **Comptes Rendus Palevol**, v. 13, n. 5, p. 383-402, 2014.

BERTIN, T.J,C; THIVICHON-PRINCE, B; LeBLANC, A.R.H; CALDWELL, M.W; VIRIOTT, L. Current perspectives on tooth implantation, attachment, and replacement in Amniota. **Frontiers in physiology**, v. 9, 2018.

BOLZE, G. J; MARTINELLI, A.G.; PAES NETO, V; SOARES, M.B. 2015. Composição faunística da Zona de Assembleia de *Rio-grandia* (Triássico Superior) dos sítios Sesmaria do Pinhal 1 (Candelária) e Linha São Luiz (Faxinal do Soturno): análise preliminar. In: REUNIÃO ANUAL REGIONAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE PALEONTOLOGIA, PAELO RS, São Gabriel, Brasil, Resumos, 2015, p. 4.

BONFIM JÚNIOR F.C; MARQUES R.B. Um novo lagarto do cretáceo do Brasil (Lepidosauria, Squamata, Lacertilia-formação santana, aptiano da Bacia do Araripe). **Anuário do Instituto de Geociências**, v. 20, p. 233-340, 1997.

BONAPARTE, J.F; SUES H.D. A new species of *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. **Palaeontology**, v..49, n.4, p. 917-923, 2006

\_\_\_\_\_; FERIGOLO, J; RIBEIRO, A.M. A new Early Late Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande do Sul State, Brazil. **National Sciences Museum Monographs** v.15, p.89-109, 1999

\_\_\_\_\_;\_\_\_\_\_;\_\_\_\_\_;A primitive Late Triassic "Ictidosaur" from Rio Grande do Sul, Brazil. **Palaeontology** v.44, p.623-635, 2001

\_\_\_\_\_; MARTINELLI, A.G; SCHULTZ, CL; RUBERT, R. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of Southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**. v.5, P.5-7, 2003.

\_\_\_\_\_;\_\_\_\_\_;\_\_\_\_\_;\_\_\_\_\_;New information on *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) from the Late Triassic, Southern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**. v.8. p.25-46, 2005.

\_\_\_\_; BREA, G; SCHULTZ, C.L; MARTINELLI, A.G. A new specimen of *Guaibasaurus candelariensis* (basal Saurischia) from the Late Triassic Caturrita Formation of Southern Brazil. **Historical Biology**. v. 19, p. 73–82, 2007.

\_\_\_\_; SCHULTZ, CL; SOARES, M.B; MARTINELLI A.G. La fauna local de Faxinal do Soturno, Triásico Tardío de Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**. v.13, n.3, p.233-246, 2010.

BROOM, R. On the skull of a true lizard (*Paliguana whitei*) from the Triassic beds of South Africa. **Records of the Albany Museum**, v. 1, n. 1, p. 1, 1903.

CAMOLEZ, T; ZAHER, H. Levantamento, identificação e descrição da fauna de Squamata do Quaternário brasileiro (Lepidosauria). **Arquivos de Zoologia (São Paulo)**, v. 41, n. 1, p. 1-96, 2010.

CAMP, C.L. **Clasification of the Lizards**. Columbia University, 1923.

CANDEIRO, C.R. Paleogeographic distribution of the terrestrial squamate reptiles from the Cretaceous of Brazil. **Bioscience Journal**, v. 23, n. 1, 2007.

\_\_\_\_; NAVA, W; MARTINELLI, A.G; FORASIEPI, A.M; SCANFERLA, C.A; MUZZOPAPPA, P. New lizard record (Diapsida, Lepidosauria) from the upper cretaceous adamantina formation, Brazil. **Bulletin of Geosciences**, v. 84, n. 3, p. 573-576, 2009.

CARANNANTE, G; SIGNORE, M; VIGORITO, M. Vertebrate-rich plattenkalk of Pietraroia (Lower Cretaceous, southern Apennines, Italy): a new model. **Facies**, v. 52, n. 4, p. 555-577, 2006.

CAU, A; BAIANO, M.A; RAI, P. A new sphenodontian (Reptilia, Lepidosauria) from the Lower Cretaceous of Southern Italy and the phylogenetic affinities of the Pietraroia Plattenkalk rhynchocephalians. **Cretaceous Research**, v. 49, p. 172-180, 2014.

CONDON, S. M. **Stratigraphic framework of Lower and Upper Cretaceous rocks in central and eastern Montana**. US Geological Survey, 2000.

CHEN, X.H; MOTANI, R; CHENG, L; JIANG, D.Y; RIEPPEL, O. The enigmatic marine reptile *Nanchangosaurus* from the Lower Triassic of Hubei, China and the phylogenetic affinities of *Hupehsuchia*. **PloS one**, v. 9, n. 7, p. e102361, 2014.

CISNEROS, J.C.; SCHULTZ, C.L. *Soturnia caliodon* n.g.n sp., a procolophonid reptile from the Upper Triassic of Southern Brazil. **Neus Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen**. v. 227, n. 365-380, 2003.

CLARK, J.M; HERNANDEZ, R.R. A new burrowing diapsid from the Jurassic La Boca Formation of Tamaulipas, Mexico. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 14, n. 2, p. 180-195, 1994

COLBERT, E. H. A gliding reptile from the Triassic of New Jersey. In: **American Museum Novitates**, n. 2246, p.1- 23, 1966.

\_\_\_\_. **The Triassic gliding reptile Icarosaurus**. American Museum of Natural History, 1970.

\_\_\_\_; OLSEN, P.E. A new and unusual aquatic reptile from the Lockatong Formation of New Jersey (Late Triassic, Newark Supergroup). **American Museum Novitates**, p. 1-24, 2001.

CONRAD, J.L. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, n. 210, 182p. 2008.

DA SILVA, R; FERIGOLO, J; SOUZA CARVALHO; FERNANDES, A.C.S. Lacertoid footprints from the Upper Triassic (Santa Maria Formation) of Southern Brazil. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 262, n. 3, p. 140-156, 2008.

DAZA, J.D; ABDALA, V; ARIAS, S.J; GARCÍA-LÓPEZ, D; ORTIZ, P. Cladistic analysis of Iguania and a fossil lizard from the Late Pliocene of Northwestern Argentina. **Journal of Herpetology**, v. 46, n. 1, p. 104-119, 2012.

\_\_\_\_; BAUER, A.M; SNIVELY, E. Gobekko cretacicus (Reptilia: Squamata) and its bearing on the interpretation of gekkotan affinities. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 167, n. 3, p. 430-448, 2013.

EDMUD, A.G. Dentition. In GANS; BELLAIRS; PARSONS; (Ed). **Biology of the Reptilia. I. Morphology A**, New York, NY: Academic Press, 1969. p. 115-200.

EVANS, S.E. The skull of a new eosuchian reptile from the Lower Jurassic of South Wales. **Zoological journal of the Linnean Society**, v. 70, n. 3, p. 203-264, 1980.

\_\_\_\_. The classification of the Lepidosauria. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 82, n. 1 -200, 1984.

\_\_\_\_. The early history and relationships of the Diapsida. **The phylogeny and classification of the tetrapods**, v. 1, p. 221-260, 1988.

\_\_\_\_. A new lizard-like reptile (Diapsida: Lepidosauromorpha) from the Middle Jurassic of England. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 103, n. 4, p. 391-412, 1991.

\_\_\_\_. At the feet of the dinosaurs: the early history and radiation of lizards. **Biological Review**. v. 78, n. 4, p.513-551. 2003.

\_\_\_\_. The skull of lizards and tuatara. **Biology of the Reptilia**, v. 20, p. 1-347, 2008.

\_\_\_\_\_. An early kuehneosaurid reptile from the Early Triassic of Poland. **Palaeontol. Pol**, v. 65, p. 145-178, 2009.

\_\_\_\_\_; BARDAILLO, L.J. A short-limbed lizard from the Lower Cretaceous of Spain. **Special Papers in Paleontology**, n. 60, p. 73-85, 1999.

\_\_\_\_\_; BORSUK-BIALYNICKA, M.A. A small lepidosauromorph reptile from the Early Triassic of Poland. **Palaeontologia Polonica**, v. 65, p. 179-202, 2009.

\_\_\_\_\_; JONES, M.E.H. Chapter 2 The Origin, Early history and Diversification of Lepidosauromorph Reptiles. In BANDYOPADYAY (Ed). **New Aspects of Mesozoic Biodiversity. Lecture Notes in Earth Sciences** 132. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2010. p 27-44.

\_\_\_\_\_; MATSUMOTO, R. An assemblage of lizards from the Early Cretaceous of Japan. **Palaeontologia Electronica**, v. 18, n. 2, p. 1-36, 2015.

\_\_\_\_\_; SIGONEAU-RUSSELL, D. New sphenodontians (Diapsida: Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Early Cretaceous of North Africa. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 17, n. 1, p. 45-51, 1997.

\_\_\_\_\_; YABUMOTO, Y. A lizard from the Early Cretaceous Santana Formation of Brazil. **Neues Jahrbuch fur Geologie und Palaontologie, Monatshefte**, v. 6, p. 349-364, 1998.

\_\_\_\_\_; PRASAD, G.V.R.; MANHAS B.K. Rhynchocephalians (Diapsida: Lepidosauria) from the Jurassic Kota Formation of India. **Zoological Journal of the Linnean Society**. v.133, p. 309-334, 2001.

\_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_. Fossil lizards from the Jurassic Kota Formation of India. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 22, n. 2, p. 299-312, 2002.

\_\_\_\_\_; RAI, P; BARBERA, C. New lizards and rhynchocephalians from the Lower Cretaceous of southern Italy. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 49, n. 3, 2004.

ESTES R; PRICE, L.I. Iguanid lizard from the Upper Cretaceous of Brazil. **Science**, v. 180, n. 4087, p. 748-751, 1973.

\_\_\_\_\_; DE QUEIROZ K; GAUTHIER J. Phylogenetic relationships within Squamata. In ESTES, R.; GREGILL, G. (Ed). **The Phylogenetic Relationships of the Lizard Families**. Stanford University Press, Palo Alto, 1988 p. 119-281.

ETHERIDGE, R. Lizard caudal vertebrae. **Copeia**, p. 699-721, 1967

EZCURRA, M.D; SCHEYER, T.M; BUTLER, R.J. The origin and early evolution of Sauria: reassessing the Permian saurian fossil record and the timing of the crocodile-lizard divergence. **PLoS One**, v. 9, n. 2, p. e89165, 2014.

FERIGOLO J. Esfenodontídeos do Neo-triássico/?Jurássico do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In HOLZ M; DE ROS LF (Ed). **Paleontologia do Rio Grande do Sul**: CIGO/UFRGS, 2000. p.236-245

\_\_\_\_; Esfenodontes: os répteis mais primitivos do mundo no Rio Grande do Sul. In: Da-ROSA, A.A.S.(Ed). **Vertebrados Fósseis de Santa Maria e Região. Santa Maria, RS, Brazil**: Pallotti, 2009. p. 89-105.

FRASER, N.C. New Triassic sphenodontids from South-West England and a review of their classification. **Palaeontology** v.29, p.165-186, 1986.

\_\_\_\_. The osteology and relationships of Clevosaurus (Reptilia: Sphenodontia). **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences**. v.321, p. 125-178, 1988

\_\_\_\_. A new sphenodontian from the early Mesozoic of England and North America: implications for correlating early Mesozoic continental deposits. New Mexico **Museum of Natural History and Science. Bulletin** v. 3, p.135-139, 1993.

\_\_\_\_. Assemblages of small tetrapods from British Late Triassic fissure deposits. **In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods**, p. 214-226, 1994.

\_\_\_\_; BENTON, M.J. The Triassic reptiles Brachyrhinodon and Polysphenodon and the relationships of the sphenodontids. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 96, p. 413-445, 1989.

GAUTHIER, J.A; ESTES, R.; DE QUEIROZ, K. A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha. In ESTES, R.; GREGILL, G. (Ed). **The Phylogenetic Relationships of the Lizard Families**. Stanford University Press, Palo Alto, 1988. p. 15-98

\_\_\_\_; KEARNEY, M; MAISANO, J.A; RIEPPEL, O; BEHLKE, A.D. Assembling the squamate tree of life: perspectives from the phenotype and the fossil record. **Bulletin of the Peabody Museum of Natural History**, v. 53, n. 1, p. 3-308, 2012.

GARRIDO, A.C. Estratigrafía del Grupo Neuquén, Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Argentina): nueva propuesta de ordenamiento litoestratigráfico. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales**, v. 12, n. 2, p. 121-177, 2010.

GOLOBOFF, P; FARRIS, J; NIXON, K. T. N. T. TNT: Tree Analysis Using New Technology. Program and documentation, available from the authors. 2003.

GÜNTHER, A. Contribution to the anatomy of Hatteria (Rhynchocephalus, Owen). **Philosophical Transactions of the Royal Society**. v.157, p. 595-629

HAECKEL, E. Systematische Phylogenie. III. **Theil Wirbelthiere (Vertebrata)**. Berlin, Verlag Reimer, 1895.

HAY, J; SARRE, S.D; LAMBERT, D.M; ALLENDORF, F.W; DAUGHERTY, C.H. Genetic diversity and taxonomy: a reassessment of species designation in tuatara (*Sphenodon*: Reptilia). **Conservation Genetics**, v. 11, n. 3, p. 1063-1081, 2010.

HERREL, A; AERTS, P; DE VREE, R. Cranial kinesis in geckoes: functional implications. **Journal of Experimental Biology**, v. 203, n. 9, p. 1415-1423, 2000.

HERRERA-FLORES, J.A; STUBBS, T.L; ELSLER, A; BENTON, M.J. Taxonomic reassessment of *Clevosaurus latidens* Fraser, 1993 (Lepidosauria, Rhynchocephalia) and rhynchocephalian phylogeny based on parsimony and Bayesian inference. **Journal of Paleontology**, v. 92, n. 4, p. 734-742, 2018.

HOFFSTETTER, R. Caractères dentaires chez des Rhynchocéphales jurassiques, *Theretairus* et *Leptosaurus*. **Bulletin du Muséum**, 2e. Série, v. 25, p.145-158, 1953.

HORN, B.L.D; MELO, T.M; SCHULTZ, C.L; PHILIPP, R.P; KLOSS, H.P; GOLDBERG, K. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 55, p. 123-132, 2014.

HSIOU, A.S. **LAGARTOS E SERPENTES (LEPIDOSAURIA, SQUAMATA) DO MIOCENO MÉDIO-SUPERIOR DA REGIÃO NORTE DA AMÉRICA DO SUL.**

Teses (Doutorado em Geociências) - Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2010.

\_\_\_\_; DE FRANÇA, M.A.G; FERIGOLO, J. New Data on the *Clevosaurus* (*Sphenodontia*: *Clevosauridae*) from the Upper Triassic of Southern Brazil. **PloS one**, v. 10, n. 9, p. e0137523, 2015.

\_\_\_\_; BISSARO JÚNIOR, M.C; CHILARDI, R.P; LANGER, M.C; NEGRI, F.R; SOUZA-FILHO, J.P; GUILHERME, E; RIBEIRO, A.M; KERBER, L; RIFF,D; MACIENTE, A.A; LOPES P.R.M; ONARY-ALVES, S.Y; FACHINI, T.S; CIDADE, G.M; MUNIZ, F.P; ADORNI, F.S; LOBODA, T.S. Do Cretáceo ao Mioceno tudo é possível: considerações acerca dos vertebrados das bacias Bauru, Aiuruoca e Acre. In: X SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, Boletim de resumos, 2016. p91.

HUTCHINSON, M.N; SKINNER, A; LEE M.S.Y. Tikiguania and the antiquity of squamate reptiles (lizards and snakes). **Biology Letters**, v. 8, n. 4, p. 665-669, 2012.

International Stratigraphic Chart – ICS, 2013. available from <http://stratigraphy.org/>

JENKINS, K.M; JONES M.E.H; ZIKMUD, T; BOYDE, A; DAZA, J.D. A review of tooth implantation among Rhynchocephalians (Lepidosauria). **Journal of Herpetology**, v. 51, n. 3, p. 300-306, 2017.

JONES, M.E.H. Tooth diversity and function in the Rhynchocephalia (Diapsida:Lepidosauria). In Barrett PM, Evans SE (Ed). Ninth International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, **Abstracts and Proceedings 2006a**. p. 55-58.

\_\_\_\_\_. The Early Jurassic Clevosaurus from China (Diapsida:Lepidosauria). In HARRIS, J.D; LUCAS, S.G; SPILMANN, J.A; LOCKLEY M.G; MILNER A.R.C.; KIRKLAND, J.I. (Ed). **The Triassic-Jurassic Terrestrial Transition. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin**. v.37, p.548-562, 2006b

\_\_\_\_\_. Skull shape and feeding strategy in *Sphenodon* and other Rhynchocephalia (Diapsida: Lepidosauria). **Journal of Morphology** v.269 p.945-966, 2008

\_\_\_\_\_. Dentary tooth shape in *Sphenodon* and its fossil Relatives (Diapsida:Lepidosauria: Rhynchocephalia). In KOPPE T; MEYER, G ALT, K.W. (Ed). **Comparative dental morphology, front Oral Biol. Basel**, Karger. v.13, p.9-15. 2009

\_\_\_\_; CURTIS N; O'HIGGINS P; FAGAN, M.; EVANS S.E. The head and neck muscles associated with feeding in *Sphenodon* (Reptilia: Lepidosauria:Rhynchocephalia). **Paleontologia Electronica** v.2, n.74, p. 1-56, 2009b

\_\_\_\_; \_\_\_\_; FAGAN, M.J; O'HIGGINS P; EVANS, S.E. Hard tissue anatomy of the cranial joints in *Sphenodon* (Rhynchocephalia): sutures, kinesis, and skull mechanics. **Palaeontologia Electronica**, v. 14, n. 2, p. 17A, 2011.

\_\_\_\_; TENNYSON A.J.D; WORTHY, J.P; EVANS, S.E; WORTHY, T.H. A sphenodontine (Rhynchocephalia) from the Miocene of New Zealand and palaeobiogeography of the tuatara (*Sphenodon*). **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, p. rspb. 2008.1785, 2009a.

\_\_\_\_; ANDERSON, C.L.; HIPSLEY, C.A.; MÜLLER, J.; EVANS, S.E.; SCHOCH R.R. Intergration of molecules and new fossils supports a Triassic origin for Lepidosauria (lizards, snakes, and tuatara). **BMC Evolutionary biology** v.13: 208 doi: 10.1186/147-2148-13-208, 2013.

JOYCE, W.G; WERNEBURG, I; LYSON, T.R. The hooked element in the pes of turtles (Testudines): A global approach to exploring primary and secondary homology. **Journal of anatomy**, v. 223, n. 5, p. 421-441, 2013.

KARDONG, K.V. **Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution**. Boston: McGraw-Hill, 2011.

KELLER, C; KRAUSE, L. The appendicular skeleton of *Liolaemus occipitalis* (Sauria, Iguanidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 46, n. 4, p. 727-740, 1986.

LANGER, M.C.; RIBEIRO, A.M.; SCHULTZ, C.L.; FERIGOLO, J. The continental tetrapod-bearing Triassic of south Brazil. **New Mexico museum of Natural History and Science Bulletin**, v. 41, p. 210-218, 2007.

\_\_\_\_; RAMEZANI, J; DA-ROSA, .Á.A.S. U-Pb age constraints on dinosaur rise from south Brazil. **Gondwana Research**, v. 57, p.133–140, 2018.

LAURIN, M. The osteology of a Lower Permian eosuchian from Texas and a review of diapsid phylogeny. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 101, n. 1, p. 59-95, 1991.

LEANZA, H.A; APESTEGUÍA, S; NOVAS, F.E; DE LA FUETNE, M.S. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. **Cretaceous Research**, v. 25, n. 1, p. 61-87, 2004.

LÜ, J.C; DONG, S.A; WU, X.C. An Upper Cretaceous lizard with a lower temporal arcade. **Naturwissenschaften**, v. 95, n. 7, p. 663-669, 2008.

MCMAHAN, C.D; FREEBORN, L.R; WHEELER, W.C; CROTHER, B.I. Forked tongues revisited: molecular apomorphies support morphological hypotheses of squamate evolution. **Copeia**, v. 103, n. 3, p. 525-529, 2015.

MARTINELLI, A.G; BONAPARTE, J.F.; SCHULTZ, C.L; RUBERT R. A new tritheledontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul (Brazil) and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts. **Ameghiniana**. v.42, p.191-208, 2005.

\_\_\_\_; TEIXEIRA, V.P. A. The Late Cretaceous vertebrate record from the Bauru Group in the Triângulo Mineiro, southeastern Brazil. **Boletín Geológico y Minero**, v. 126, n. 1, p. 129-158, 2015.

\_\_\_\_; SOARES, M.B; SCHWANKE, C. Two New Cynodonts (Therapsida) from the Middle-Early Late Triassic of Brazil and Comments on South American Probainognathians. **PloS one**, v. 11, n. 10, p. e0162945, 2016.

\_\_\_\_; PAES NETO V; SCARTEZINI, C; LACERDA, L; RODRIGUES C.N; OLIVEIRA, T.V; SCHULTZ, C.L; SOARES, M.B. 2018The eucynodont *Trucidocynodon riograndensis* (Probainognathia) in the Late Triassic of Candelária and Vale do Sol (Rio Grande do Sul, Brazil): first records outside its type-locality. In: LIVRO DE RESUMOS PALEORS, Unisinos, São Leopoldo, RS, Brazil, 16-18 November, 2018.

MARTÍNEZ, R.N; APALDETTI, C; COLOMBI C.E; PRADERIO, A; FERNANDEZ, E; MALNIS, P.S; CORREA G.A; ABELIN, D; ALCOBER, O. A new sphenodontian (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Late Triassic of

Argentina and the early origin of the herbivore opisthodontians. **Proceedings of The Royal Society B** v.280: 20132057  
<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.2057>, 2013.

\_\_\_\_;\_\_\_\_; CORREA, G; COLOMBI, C.E; FERNANDEZ, E; MALNIS P.S; PRADERIO, A; ABELÍN, D; BENEGAS, L.G; AGUILAR-CAMEO, A; ALCOBER, O.A. **Ameghiniana**, v.52, p.379-390, 2015.

MATEUS, O. 2008. Lista de répteis e anfíbios do Jurássico Superior de Portugal. In: X CONGRESSO LUSO-ESPANHOL DE HERPETOLOGIA / XIV CONGRESSO ESPAÑOL DE HERPETOLOGÍA ongresso Español. Auditório da Reitoria da Universidade de Coimbra, Coimbra, Portugal, 15-18 Outubro 2008. P.52

METZGER, K. Cranial kinesis in lepidosaurs: skulls in motion. **Topics in functional and ecological vertebrate morphology**. Maastricht: **Shaker Publishing**. p, p. 15-46, 2002

MO, J.Y; XU, X; EVANS, S.E. The evolution of the lepidosaurian lower temporal bar: new perspectives from the Late Cretaceous of South China. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, p. rspb. 2009.0030, 2009.

MOTANI, R. Temporal and spatial distribution of tooth implantations in ichthyosaurs. In: **Ancient marine reptiles**. 1997. p. 81-103.

MÜLLER, J. The relationships among diapsid reptiles and the influence of taxon selection. **Recent advances in the origin and early radiation of vertebrates**, p. 379-408, 2004.

NAVA, W.R; MARTINELLI, A.G. A new squamate lizard from the Upper Cretaceous Adamantina Formation (Bauru Group), São Paulo State, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 83, n. 1, p. 291-299, 2011.

NYDAM, R.L. Squamates from the Jurassic and Cretaceous of North America. **Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments**, v. 93, n. 4, p. 535-565, 2013.

OSBORN, H.F. ON THE PRIMARY DIVISION OF THE REPTILIA INTO. **Science**, v. 17, n. 424, p. 275-276, 1903.

PINHEIRO, L.M. 2014. **Contribuição ao conhecimentos dos Pterossauros do Grupo Santana (Cretáceo Inferior) da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil**. Tese (Doutorado em Geociências) - Instituto de Geociências, Universidade Federa do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2014.

POUGH, F. H; HEISER, J.B.; McFARLARND, W.N. **A vida dos Vertabrados**. Brasil: Atheneu Editora, 1999. 798p.

PRETTO, F.A; LIPARINI, A; SHULTZ, C.L A new Rhynchocephalian from the Upper Triassic (Carnian) of Southern Brazil, and the oldest record of a South

American Sphenodont. In: REUNIÓN ANUAL DE COMUNICACIONES DE LA ASOCIACIÓN PALEONTOLÓGICA ARGENTINA Y CICLO DE CONFERENCIAS: "VIDA Y OBRA DE FLORENTINO AMEGHINO". Libro de resúmenes y actividades, AMEGHINIANA v. 48, n.4, p. 193-194, 23-25 de Noviembre 2011, Lujan, Buenos Aires, Argentina.

PYRON, R.A. Novel Approaches for Phylogenetic Inference from Morphological Data and Total-Evidence Dating in Squamate Reptiles (Lizards, Snakes, and Amphisbaenians). **Systematic Biology**, p. syw068, 2016.

\_\_\_\_; BURBRINK, F.T; WIENS, J.J.A. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. **BMC evolutionary biology**, v. 13, n. 1, p. 93, 2013.

RAGE, J. C. Mesozoic and Cenozoic squamates of Europe. **Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments** v. 93, n. 4, p. 517-534, 2013.

RAUHAUT, O.W.M; HEYING, A.M, LÓPEZ-ARBARELLO-ARBARELLO, A; HECKER, A. A new Rhynchocephalian from the Late Jurassic of Germany with a dentition that is unique amongst tetrapods. **PLoS ONE** v.7n,10:e46839. Doi:10.1371/journal.pone.0046839, 2012

REEDER, T.W; TOWNSEDN, T.M; MULCAHY, D.G; NOONAN, B.P; WOOD JR, P.L; SITES JR, J.W; WIENS, J.J. Integrated analyses resolve conflicts over squamate reptile phylogeny and reveal unexpected placements for fossil taxa. **PLOS one**, v. 10, n. 3, p. e0118199, 2015.

\_\_\_\_; BERNARDI, M. Redescription and phylogenetic relationships of *Megachirella wachtleri* Renesto et Posenato, 2003 (Reptilia, Diapsida). **Paläontologische Zeitschrift**, v. 88, n. 2, p. 197-210, 2014.

\_\_\_\_; POSENATO, R. A new lepidosauromorph reptile from the Middle Triassic of the Dolomites (Northern Italy). **Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia (Research In Paleontology and Stratigraphy)**, v. 109, n. 3, 2003.

REYNOSO, V.H. A Middle Jurassic *Sphenodon*-like sphenodontian (Diapsida: Lepidosauria) from Huizachal canyon, Tamaulipas, México. **Journal of Vertebrate Paleontology**. v.16, p.210-221, 1996.

\_\_\_\_. A "beaded" sphenodontian (Diapsida: Lepidosauria) from the Early Cretaceous of Central Mexico. **Journal of Vertebrate Paleontology** v.17, p.52-59, 1997.

\_\_\_\_. Huehuecuetzpalli mixtecus gen. et sp. nov: a basal squamate (Reptilia) from the Early Cretaceous of Tepexi de Rodríguez, Central México. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 353, n. 1367, p. 477-500, 1998.

\_\_\_\_\_. An unusual aquatic Sphenodontian (Reptilia: Diapsida) from the Tlayua Formation (Albian), central Mexico. **Journal of Paleontology**, v.74, n.1, p.133-148, 2000.

\_\_\_\_\_. Growth patterns and ontogenetic variation of the teeth and jaws of the Middle Jurassic sphenodontian *Cynosphenodon huizachalensis* (Reptilia: Rhynchocephalia) **Can. J. Earth Sci.** v.40 p. 609-619, 2003.

\_\_\_\_\_. Possible evidence of a venom apparatus in a Middle Jurassic sphenodontian from the Huizachal red beds of Tamaulipas, Mexico. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 25, n. 3, p. 646-654, 2005.

\_\_\_\_\_; CLARK, J.M. A dwarf sphenodontian from the Jurassic La Boca formation of Tamaulipas, México. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 18, n. 2, p. 333-339, 1998.

\_\_\_\_\_; CRUZ, J.A. Mesozoic Lepidosauromorphs of Mexico: a review and discussion of taxonomic assignments. **Dinosaurs and Other Reptiles from the Mesozoic of Mexico**, p. 4-44, 2014.

RIEPEL, O. Lepidosauromorpha: an overview with special emphasis on the Squamata. **In the shadow of the dinosaurs: early Mesozoic tetrapods**, p. 23-37, 1994.

ROBINSON P.L. How *Sphenodon* and *Uromastyx* grow their teeth and use them. In Bellairs Ad'A, Cox CB (Ed) **Morphology and biology of Reptiles**. Academic Press. London, 1976. p. 43-64

ROMER, A.S. **Osteology of the Reptiles**. The University of Chicago Press, Chicago and London, 1956, 772 p.

ROMO DE VIVAR MARTIENEZ P.R. 2014. **Um estudo sobre a variação morfológica no dentário de *Clevosaurus brasiliensis* Bonaparte e seus, 2006 (Rhynchocephalia, Clevoosauridae), do Triássico Superior do Rio Grande do Sul, Brasil, utilizando a morfometria geométrica**. Dissertação (Mestrado em Geociências) - Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2014.

\_\_\_\_\_; BENTO SOARES, M. Dentary morphological variation in *Clevosaurus brasiliensis* (Rhynchocephalia, Clevoosauridae) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. **PloS one**, v. 10, n. 3, 2015.

RUBERT, R.R.; SCHULTZ, C.L. 2004. Um Novo Horizonte de Correlação para o Triássico Superior do Rio Grande do Sul. **Pesquisas em Geociências**. v.31, n.1, p. 71-88, 2004.

SÄILÄ, L.K. A new species of the sphenodontian reptile *Clevosaurus* from the Lower Jurassic of South Wales. **Palaeontology** v.48, p.817-831, 2005.

SCARTEZINI C. de A. 2018. **Análise da composição faunística de afloramentos fossilíferos do município Vale do Sol (Triássico Superior, Supersequencia Santa Maria) e implicações bioestratigráficas**. Trabalho de Conclusão de Curso (Bacharelado em Ciências Biológicas) – Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2018.

\_\_\_\_; Paes Neto V.D, Soares M.B. 2018. Afloramentos fossilíferos do município Vale do Sol, RS (Triássico Superior, Supersequência Santa Maria), Brasil: identificação taxonômica, bioestratigrafia e análise de cluster da composição. In: LIVRO DE RESUMOS PALEORS, Unisinos, São Leopoldo, RS, Brazil, 16-18 November, 2018.

\_\_\_\_; \_\_\_\_\_. A new lepidosauromorph reptile from the Middle Triassic (Ladinian) of Germany and its phylogenetic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 38, n. 2, p. e1444619, 2018.

SEPKOSKI, D. The emergence of paleobiology. **The paleobiological revolution: essays on the growth of modern paleobiology**, p. 15-42, 2009a.

\_\_\_\_. The "Delayed Synthesis": Paleobiology in the 1970s. **Transactions of the American Philosophical Society**, v. 99, n. 1, p. 179-197, 2009b.

SERENO, C.P. Definitions in phylogenetic taxonomy: critique and rationale. **Systematic Biology**, v. 48, n. 2, p. 329-351, 1999.

SILVA, R.C.da.; BARBONI, R; DUTRA, T; GODOY, M.M; BINOTTO, R. Footprints of large theropod dinosaurs and implications on the age of Triassic biotas from Southern Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**. v.39, p.16-23, 2012

SIMÕES, T.R. Redescription of *Tijubina ponteii*, an Early Cretaceous lizard (Reptilia; Squamata) from the Crato Formation of Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 84, n. 1, p. 79-94, 2012.

\_\_\_\_; CALDWELL, M.W; KELLNER W.A. A new Early Cretaceous lizard species from Brazil, and the phylogenetic position of the oldest known South American squamates. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 13, n. 7, p. 601-614, 2015a.

\_\_\_\_; \_\_\_\_; NYDAM, R.L; HUIDOBRO, P. Osteology, phylogeny, and functional morphology of two Jurassic lizard species and the early evolution of scansoriality in geckoes. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 2016a.

\_\_\_\_; \_\_\_\_; TALANDA, M; BERNARDI, M; PALCI, A; VERNYGORA, O; BERNARDINI, F; MANCINI, L; NYDAM, R.L. The origin of squamates revealed by a Middle Triassic lizard from the Italian Alps. **Nature**, v. 557, n. 7707, p. 706, 2018.

\_\_\_\_; FUNSTON, G.F; VAFAEIAN, B; NYDAM, R.L; DOSCHAK, M.R; CALDWELL, M.W. Reacquisition of the lower temporal bar in sexually dimorphic

fossil lizards provides a rare case of convergent evolution. **Scientific reports**, v. 6, 2016b

\_\_\_\_; WILNER, E; CALDWELL, M.W; WEINSCHÜTZ, L.C; KELLNER, W. A stem acrodontan lizard in the Cretaceous of Brazil revises early lizard evolution in Gondwana. **Nature communications**, v. 6, p. 1-8, 2015b.

SOARES, M.B; SCHULTZ, C.L; HORN B.L.D. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of Southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. v. 83, p. 329-354, 2011.

\_\_\_\_; DALLA VECHIA, F.M; SCHULTZ, C.L.; KELLNER, A.W. On the supposed pterosaurian nature of *Faxinalipterus minima* Bonaparte *et al.*, (2010) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. In: International Symposium on Pterosaurs, **Short Communications**, Rio de Janeiro, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, 2013. p. 95-98

SPENCER, P.S; STORRS, G.W. A Re-evaluation of Small Tetrapods from the Middle Triassic Otter Sandstone Formation of Devon, England. **Palaeontology**, v. 45, n. 3, p. 447-467, 2002.

STEIN, K; PALMER, C; GILL, P. G; BENTON, M. J. The aerodynamics of the British late Triassic Kuehneosauridae. **Palaeontology**, v. 51, n. 4, p. 967-981, 2008.

SUES, H.D; REISZ, R.R. First record of the Early Mesozoic sphenodontian *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the southern hemisphere. **Journal of Paleontology** v. 69, p. 123-126, 1995.

\_\_\_\_; SHUBIN, N.H; OLSEN, P.E. A new sphenodontian (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the McCoy Brook Formation (Lower Jurassic) of Nova Scotia, Canada. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 14, n. 3, p. 327-340, 1994.

UETZ, P. The original descriptions of reptiles. **Zootaxa**. v. 2334, p. 59-68, 2010

\_\_\_\_; HOSEK, J. The reptile database. See <http://www.reptile-database.org>  
Acessado 1 Fevereiro, 2019.

UHL, D; HARKOPF-FRÖDER, C; LITKE, R; KUSTATSCHER, E. in the late Palaeozoic and Mesozoic of the Southern Alps—the Anisian and Ladinian (Mid Triassic) of the Dolomites (Northern Italy). **Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments**, v. 94, n. 2, p. 271-278, 2014.

VIDAL, N; HEDGES, S. B. The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. **Comptes rendus biologiques**, v. 328, n. 10, p. 1000-1008, 2005.

WHITESIDE, D. I. The head skeleton of the Rhaetian sphenodontid *Diphydontosaurus avonis* gen. et sp. nov. and the modernizing of a living fossil. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 312, n. 1156, p. 379-430, 1986.

WIENS, J.J; KUCZYNSKI, C.A; TOWNSEND, T; REEDER, T.W; MULCAHY, D.G; SITES, J.W. Combining phylogenomics and fossils in higher-level squamate reptile phylogeny: molecular data change the placement of fossil taxa. **Systematic Biology**, v. 59, n. 6, p. 674-688, 2010.

WITMERLAB. Visible Interactive Iguana. Availa  
[http://www.ohio.edu/people/witmerl/3D\\_iguana.htm](http://www.ohio.edu/people/witmerl/3D_iguana.htm). Acceso 18 Oct. 2016

WU.XC. Late Triassic-Early Jurassic sphenodontians from China and the phylogeny of the sphenodontia. In FRASER, N.C; SUES, A.D. (Ed) **In the shadow of the dinosaurs, Early Mesozoic tetrapods**. Cambridge University Press NY, USA, 1994. p.38-69

ZAHER, H; RIEPPEL, O. Tooth implantation and replacement in squamates, with special reference to mosasaur lizards and snakes. **American Museum novitates**; no. 3271. 1999.

ZERFASS,H; LAVINA, E.L; SCHULTZ C.L; VASCONCELOS-GARCIA, A.J, Faccini UF, CHEMALE-Jr. F. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. **Sedimentary Geology**. v.161. p.85-105, 2003.

\_\_\_; CHEMALE, J F; SCHULTZ, C.L.; LAVINA, E. Tectonics and sedimentation in Southern South America during Triassic. **Sedimentology Geology**. v.166, p.265-292, 2004

ZITTEL, K. A. Handbuch der Paläontologie, Abtheilung 1: Palaeozoologie, Band 3, Vertebrata, Lieferung 3: Reptilia. 1889

**PARTE II****ARTIGOS**

Artigos publicados e submetidos para periódicos com corpo editorial, desenvolvidos durante o período de doutoramento e que correspondem ao corpo principal da tese.

## ARTIGO 1.

**Evidence of osteomyelitis in the dentary of the late Triassic  
rhynchocephalian *Clevosaurus brasiliensis* (Lepidosauria:  
Rhynchocephalia) from southern Brazil and behavioural implications.**

ROMO DE VIVAR MARTINEZ, P.R., Martinelli, A.G., Paes Neto, V.D., Soares  
M.B.

Publicado no periódico *Historical Biology*, 29(3): 320-327, 2017.

HISTORICAL BIOLOGY, 2017  
VOL. 29, NO. 3, 320–327  
<http://dx.doi.org/10.1080/08912963.2016.1158258>



**Evidence of osteomyelitis in the dentary of the late Triassic rhynchocephalian  
*Clevosaurus brasiliensis* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from southern Brazil and  
behavioural implications**

Paulo R. Romo-de-Vivar-Martínez<sup>a</sup>, Agustín G. Martinelli<sup>a</sup>, Voltaire D. Paes Neto<sup>a</sup> and Marina B. Soares<sup>b</sup>

<sup>a</sup>Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 9500 Agronomia, Porto Alegre, RS, CEP 91501-970, Brazil; <sup>b</sup>Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento Gonçalves, 9500 Agronomia, Porto Alegre, RS, CEP 91501-970, Brazil

**ABSTRACT**

*Clevosaurus* was a cosmopolitan Rhynchocephalia genus restricted to the Late Triassic and the Early Jurassic. In Brazil, *C. brasiliensis* is one of the most conspicuous species collected from the Candelária Sequence (*Riograndia* Assemblage Zone, Norian age) of the Santa Maria Supersequence. Several jaws of *C. brasiliensis* are housed in the Laboratório de Paleontologia de Vertebrados of the Instituto de Geociências-UFRGS. Some of these jaws bear a relatively small protuberant bony callus on the anterolateral margin of the dentary, evidenced by a different tissue pattern incorporating small pits and discrete grooves. This pattern closely resembles a common bone infection known in the mandible of the extant *Sphenodon punctatus*. Although this similarity, the infection may be the result of two possible processes: as consequence of orthal jaw shearing movements during feeding at the moments that the dentary impacts with the enlarged premaxillary tooth or due to injuries produced after fights between conspecific individuals (as is the case for *S. punctatus*). If the second hypothesis is correct, the same pathological processes probably occurred in the Late Triassic *C. brasiliensis* indicating that similar ethological conditions were already present at the beginning of the Mesozoic, during the initial radiation of the lepidosaurian clade.

**ARTICLE HISTORY**

Received 21 December 2015  
Accepted 21 February 2016

**KEYWORDS**

Rhynchocephalia;  
*Clevosaurus*;  
paleopathology;  
osteomyelitis; Triassic; Brazil

Ativar o Windows  
Acesse as configurações c  
ativar o Windows.

**ARTIGO 1.****Evidence of osteomyelitis in the dentary of the late Triassic Rhynchocephalian *Clevosaurus brasiliensis* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from southern Brazil and behavioral implications**

Paulo R. Romo-de-Vivar-Martínez<sup>1,\*</sup>, Agustín G. Martinelli<sup>1</sup>, Voltaire Dutra Paes Neto<sup>1</sup>, and Marina Bento Soares<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento Gonçalves, 9500, Agronomia, Porto Alegre, RS, CEP 91501-970, Brazil.

<sup>2</sup>Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento Gonçalves, 9500, Agronomia, Porto Alegre, RS, CEP 91501-970, Brazil.

\*Corresponding author: paulo.rorvm@gmail.com

**Abstract.** *Clevosaurus* was a cosmopolitan Rhynchocephalia genus restricted to the Late Triassic and the Early Jurassic. In Brazil, *C. brasiliensis* is one of the most conspicuous species collected from the Candelária Sequence (Riograndia Assemblage Zone, Norian age) of the Santa Maria Supersequence. Several jaws of *C. brasiliensis* are housed in the Laboratório de Paleontologia de Vertebrados of the Instituto de Geociências-UFRGS. Some of these jaws bear a relatively small protuberant bony callus on the anterolateral margin of the dentary, evidenced by a different tissue pattern incorporating small pits and discrete grooves. This pattern closely resembles a common bone infection known in the mandible of the extant *Sphenodon punctatus*. Although this similarity, the infection may be the result of two possible processes: as consequence of orthal jaw shearing movements during feeding at the moments that the dentary impacts with the enlarged premaxillary tooth or due to injuries produced after fights between conspecific individuals (as is the case for *S. punctatus*). If the second hypothesis is correct the same pathological processes probably occurred in the Late Triassic *C. brasiliensis* indicating that similar ethological conditions were already present at the beginning of the Mesozoic,

during the initial radiation of the lepidosaurian clade.

Evidence of osteomyelitis in the dentary of the late Triassic Rhynchocephalian *Clevosaurus brasiliensis* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from southern Brazil and behavioral implications

**Keywords:** Rhynchocephalia; *Clevosaurus*; Paleopathology; Osteomyelitis, Triassic, Brazil.

## 1. Introduction

Paleopathology, the study of ancient diseases and injuries, is a discipline that has grown considerably in recent years, mainly due to advances in technology (e.g., CT scan, radiography, histopathology, magnetic resonance, immunologic, and DNA analysis) that promoted this kind of study (e.g. Rothschild and Tanke 1992; Hanna 2002; Rothschild and Martin 2006; Waldron 2009). This field of research provides an extra tool for the understanding the biological processes such as immune responses, behavior and intra- and interspecific relationships that affected not only ancient individuals but also ancient populations (e.g. Brothwell and Sandison 1967; Baker and Brothwell 1980; Buikstra and Cook 1992; Rothschild and Tanke 1992; Capasso 2005; Rothschild and Martin 2006; Tanke and Rothschild 2010; Thompson et al. 2013).

In recent years, the study of pathologies in Paleozoic and Mesozoic tetrapods has increased, being applied to diverse groups such as captorhinids (Reisz et al. 2011), stem turtles (Rothschild and Naples 2015), ichthyosaurs (Zammit and Kear 2011), sauropterygians (Sassoon et al. 2012), lepidosaurians (Evans 1983; Lingham-Soliar 2004; Everhart 2008), basal archosauromorphs (Cisneros et al. 2010; Trotteyn and Martínez 2013), aetosaurs (Lucas 2000; Heckert et al. 2010), phytosaurs (Witzmann et al. 2014), crocodylomorphs (Cabral et al. 2011), pterosaurs (Codorniú and Garrido 2013), dinosaurs (Hanna 2002; Farke and O'Connor 2007; Witzmann et al. 2008, 2011; Tanke and Rothschild 2010; Arbour and Currie 2011; Butler et al. 2013; Foth et al. 2015; Martinelli et al. 2015), and therapsids (Vega and Maisch 2014). Among the

aforementioned pathological references in fossils, they mostly include traumatic, infectious, traumatic/infectious, developmental and idiopathic causes (e.g., Hanna 2002).

The Mesozoic record of pathologies in fossil lepidosaurians is restricted to reports from taxa of the Jurassic and Cretaceous periods (e.g. Evans 1983; Lingham-Soliar 2004; Everhart 2008) and the reported cases are still limited when compared with the whole lepidosaur fossil record. Pathological observations were limited compared to systematic studies, with the former discipline still in an early stage of growth. Therefore, it is expected that new observations will likely provide additional clues on pathologies in ancient lepidosaurians.

In the present contribution, we report and analyze an abnormal tissue observed in the lower jaws of different individuals of the Brazilian Late Triassic *Clevosaurus brasiliensis* (Lepidosauria: Rhynchocephalia), which represents worldwide one of the oldest known rhynchocephalian. This taxon was first described by Bonaparte and Sues (2006) based on two skulls from the Late Triassic of southern Brazil, but several other specimens are known (Bonaparte et al. 2010b; Hsiou et al. 2015; Romo de Vivar and Soares 2015). This study documents the oldest record of pathologies within Lepidosauria, but further provides information on the life-style of this taxon, revealing a close behaviour relationship with the ca. 220 Ma distant, extant sphenodontid *Sphenodon punctatus*.

## **2. Material and Methods**

We based our study on five specimens referred to *Clevosaurus brasiliensis* (Bonaparte and Sues 2006; Hsiou et al. 2015; Romo de Vivar and Soares 2015) that have bony calluses on the dentary bone of the lower jaw. All specimens are housed in the Paleovertebrate Collection (PV) of the Universidade Federal do Rio Grande Sul (UFRGS), Porto Alegre, state of Rio Grande do Sul, Brazil. The material comes from the Linha São Luiz outcrop (GPS 29°33'45"S / 53°26'48"W), which is located north of the Faxinal do Soturno town, in the homonymous municipality, state of Rio Grande do Sul,

Brazil (Figure 1A). *C. brasiliensis* comes from the Candelária Sequence, Santa Maria Supersequence (Horn et al. 2014), and is assigned to the Riograndia Assemblage Zone (AZ; Soares et al. 2011) (Figure 1A). From this AZ, the Linha São Luiz outcrop has provided a wide taxonomic diversity of small-sized tetrapod, such as procolophonians, basal lepidosauromorphs, rhychocephalians, archosaurs, and non-mammaliaform cynodonts (e.g., Bonaparte et al. 2003, 2005, 2010a, 2010b, 2012; Martinelli et al. 2005; Oliveira et al. 2011; Soares et al. 2011), and a mid-sized basal dinosaur (Bonaparte et al. 2007). *C. brasiliensis* is one of the commonest taxa (Bonaparte and Sues 2006; Bonaparte et al. 2010b; Bolze et al. 2015; Romo de Vivar and Soares 2015) from this outcrop. *C. brasiliensis* is one of smaller sphenodontians and the smallest known clevosaurids. The skull length of *C. brasiliensis* ranges from 18.4 to 28.7 mm and like others clevosaurids it has conspicuously rounded snout with conical and sub-conical teeth (Bonaparte and Sues 2006; Arantes et al. 2009; Arantes 2011; Romo de Vivar and Soares 2015). Differing from other clevosaurids, *C. brasiliensis* has a very short snout (about 20% of the skull length) and the angle between the anterior and ventral margin of the mandible is less than 120° in lateral view (Bonaparte and Sues 2006; see emended diagnosis in Hsiou et al. 2015). The cranial, postcranial and phylogenetic relationship of this taxon were properly analysed in several contributions (Bonaparte and Sues, 2006; Arantes et al. 2009; Arantes 2011; Hsiou et al. 2015; Romo de Vivar and Soares 2015).

The estimated age for the Riograndia AZ is Norian, based mainly on correlations with the Ischigualasto-Villa Unión Basin (e.g., Bonaparte et al. 2005; Martinelli and Rougier, 2007; Soares et al. 2011; Martínez et al. 2013). It is remarkable to note the excellent preservational state of these small-sized tetrapods from this AZ, which allows detailed observations of the skeletal anatomical aspects.

[Figure 1 near here]

In the UFRGS Paleovertebrate Collection, there are 17 specimens with preserved mandibles, and nine of them have the labial view of the dentary exposed. From these nine, we recognized five with bone lesions on the

anterolateral portion of the dentary. Thus, the studied material of *C. brasiliensis* is as follow: UFRGS-PV-0748-T (holotype), skull with lower jaws in occlusion (Figure 2C); UFRGS-PV-0753-T, partial snout with the left lower jaw in occlusion (Figure 2A); UFRGS-PV-0752-T, left lower jaw (lacking the posterior portion of dentary) (Figure 3A); UFRGS-PV-0754-T, both disarticulated lower jaws (Figure 3 C); UFRGS-PV-0758-T, incomplete left dentary, lacking the posterior portion (Figure 3E).

[Figure 2 near here]

[Figure 3 near here]

The specimens were prepared manually with needles under a stereomicroscope. In addition to fossil specimens, for comparative purposes we used literature sources and a current specimen of *Sphenodon punctatus* deposited at the Departamento de Paleontologia e Estratigrafia of the UFRGS, which was donated to this institution in the 1970's by the Bernard Sladden Collection.

Institutional Abbreviations. UFRGS-PV-T, Universidade Federal Rio Grande do Sul (Vertebrate Paleontology, Triassic Collection), Porto Alegre, Brazil.

### 3. Results

The lower jaw of *C. brasiliensis* has a large dentary with acrodont dentition, which varies significantly according to its ontogenetic stage (see Romo de Vivar and Soares 2015). In a non-pathological dentary (Figure 1B-C), the external surface of the bone is fairly smooth with a longitudinal groove with small foramina, positioned near the alveolar border.

The five specimens of *C. brasiliensis* studied here present a conspicuous rugosity on the anterolabial side of the dentary (Figures 2 and 3),

below the line of the vascular foramina. This affected surface is differently developed in each individual and does not represent the normal condition. In this part of the bone the tissue has an irregular texture, bearing small, circular pits and short grooves (Figures 2 and 3). This surface indicates overgrowth bone tissue or callus, which differs from the smooth regular bone of non-pathological individuals (Figure 1B-C).

The aforementioned features are conspicuous on the specimens UFRGS-PV-0748-T (holotype) and UFRGS-PV-0753-T. The specimen UFRGS-PV-0748-T has both dentaries preserved; they are slender elements of 19.1 mm in length. The pathological surface in this specimen has a drop-like shape, which is more developed on the left dentary. Accordingly, in left dentary the pits and grooves are more conspicuous, and the length of the structure represents 12.41% of the dentary length (Figure 2D, E). In the right dentary grooves are not observed.

The specimen UFRGS-PV-0753-T has a stout left lower jaw but the length of the dentary is slightly larger (22.35mm) than in UFRGS-PV-0748-T. The density of pits and grooves is high, with some grooves connecting the pits, and the length of the structure represents 13.4% of the dentary length (Figure 2 B).

In UFRGS-PV-0752-T (22.23 mm dentary length), the bony callus develops moderately in the left dentary. The density of pits and grooves is low, and the pathology represents 7.59% of dentary length (Figure 3B). Finally, in the specimens UFRGS-PV-0754-T (dentary length of 20.94 mm) and UFRGS-PV-0758-T (dentary fragment length of 12.65 mm), the callus is very poorly developed, bearing a low density of small pits, without conspicuous grooves (Figure 3D, F).

Consequently, the analyses of the aforementioned lower jaws permit the recognition of the following pathological traits based on external macroscopic observations and comparisons with non-pathological individuals: (1) secondary replacement bone on the anterolateral side of the dentary; (2) external pits with internal and superficial grooves; and (3) rough texture, indicative of bony calluses.

The macroscopic features in the anterolateral dentaries of *C. brasiliensis* resemble the external structure produced by bone infection as expressed by Rothschild (2013) and also observed in the pathological jaws of the extant *Sphenodon punctatus* (Jones and Lappin 2009; Jones et al. 2009) (Figure 4). Therefore, the possible cause of this pathology is a contiguous osteomyelitis due to infection.

[Figure 4 near here]

#### **4. Discussion**

Among the UFRGS Collection specimens, there are lower jaws of *Clevosaurus* with no evidences of abnormalities (Figure 1C). The abnormal surfaces observed in the anterolateral side of the dentaries of five specimens (Figures 2 and 3), with different degrees of development, are likely indicative of a pathological condition rather than diagenetic alteration.

The osteomyelitis is an infection of bone tissue that is frequently caused by bacterial agents, in addition to other infective agents such as viruses, fungi and multicellular parasites (e.g. Ortner 2002). In extant organisms, the diagnosis of osteomyelitis is performed using cytological techniques such as Gram Stain, but it is impossible to test in fossil material. Particularly, extant reptiles do not produce liquid pus as an immune response to an infection, as occurs in mammal (Montali, 1988), but differently they produce a local fibrin scab and prevent the spread of the infection via the blood stream (Huchzermeyer and Cooper 2000; Foth et al. 2015). Because of its local restriction the pathology could be classified as a contiguous osteomyelitis.

The *Clevosaurus* specimens were analyzed by X-ray but the small size of the materials combined with fossil diagenesis precludes the possibility of observing the internal structure of the abnormal region of the dentary. For these reasons, the only available source at present was the macroscopic external pattern, as shown in Figures 2 and 3. The described features are consistent with lesions that manifest continuous osteomyelitis (and/or osteitis) and produced modifications of the bone surface (callus) with pits and shallow grooves.

The factors that produced the infection in the aforementioned

specimens of *C. brasiliensis* may be the result of at least two possible processes, however, none is conclusive and are not mutually exclusive: as consequence of orthal jaw shearing movements during feeding at the moments that the dentary impacts with the enlarged premaxillary tooth (Hypothesis 1) or due to injuries produced after fights between conspecific individuals (Hypothesis 2).

In Hypothesis 1 the infection present in some specimens of *C. brasiliensis* can be the result of orthal jaw shearing movements during regular feeding at the moments that the dentary impacts with the enlarged premaxillary tooth. The forces to close the jaws may be affecting more the lower border of the jaw (at the symphyseal region) than the toothed margin. These continuous feeding movements would generate lesions in the oral soft tissues and consequently bacterial infection. It is well-known that in extant lepidosaurs the presence of bacteria and fungi in the oral cavity can help the development of osteomyelitis (Mehler et al. 2003; Jacobson ER. 2007). As an example to this latter hypothesis, Reisz et al. (2011) reported on the presence of dental and mandibular osteomyelitis in the Permian captorhinid *Labidosaurus hamatus* that probably occurred as a result of prolonged exposure of the dental pulp cavity to oral bacteria. Other feature that supports Hypothesis 1 is that the pathological area has a regular placement in the dentary of different adult individuals. Unfortunately, at present there are not examples of this type of pathologies produced by this mechanism in extant reptiles.

As an alternative explanation, behavioral aspects and frequent buccal osteomyelitis of extant lizards provide data to consider Hypothesis 2. Several groups of lizards (e.g., Iguania; Jacobson 2007, Lappin and Husak 2005) and particularly in the extant sphenodontid *Sphenodon punctatus* the presence of buccal osteomyelitis is a frequently observed pathology (Jones and Lappin 2009; Jones et al. 2009) (Figure 4). There are several records of healed wounds or infection in the lower jaws of *Sphenodon* as result of aggressive territorial encounters in males (which have powerful bites; Jones and Lappin 2009; Jones et al. 2009) or aggressive competition for nesting sites in females (Nelson et al. 2004).

We were not able to recognize sexual dimorphism among the available

sample of *C. brasiliensis* from the Linha São Luiz outcrop. The morphometric studied performed by Romo de Vivar and Soares (2015), based only on lower jaws, showed ontogenetic changes in mandibular shapes and proportions but at present there are no clear signals to separate the sample in female or male individuals. The five specimens with pathologies, according to Romo de Vivar and Soares (2015), are distributed into the morphospace of robust forms and secondary bone is developed in all of them. Also in three specimens (UFRGS-PV-0752-T, UFRGS-PV-0754-T, UFRGS-PV-0758-T) in which the dentition is available, there is a high occlusal wear surface in the crowns. Thus, all the aforementioned features correspond to adult individual.

Although ecological studies in *C. brasiliensis* are limited, the presence of similar traits (position and external morphology) in the pathological region of the lower jaw of *C. brasiliensis* and extant lizards (e.g., Jacobson 2007) likely suggest that the infection can be a result of a similar behavior shared with some extant lizards (Jacobson 2007, Lappin and Husak 2005), and particularly with *Sphenodon punctatus* (Jones and Lappin 2009; Jones et al. 2009).

Thus, the injuries produced on the lower jaw of the Late Triassic *C. brasiliensis* would be the result of aggressive behavior within males or females of the population, fighting for territoriality or nesting sites. If such inference is correct, the same behavior was already established in ancient forms of *Rhynchocephalia*, persisting to current days, as exemplified in *Sphenodon punctuatus*.

The main problem for Hypothesis 2 is the regularity of the calluses in the ventral tip of the pathological dentaries, considering that bites during fights should be randomly distributed. Nonetheless, the jaw is the narrower region of the head to be attacked during fights. In addition, pathologies reported in *Sphenodon punctatus* as a wound received during fighting with conspecifics are limited to the dentary bone (Figure 4) (e.g., Jones et al. 2009).

## **5. Conclusion**

In this study we recognize continuous osteomyelitis in the lower jaws of some adult specimens of *Clevosaurus brasiliensis*, from the Late Triassic of

southern Brazil. The same pathology pattern seems to be commonly observed in the extant relative *Sphenodon punctatus* and other lepidosaurs. Two factors not mutually exclusive may have produced the pathology here reported. It could be the result of shearing movements during feeding when the dentary impacts with the large premaxillary tooth. Thus, bacterial infection occurs after lesions in oral soft tissues. Other explanation is that the pathology is a consequence of the injuries produced during intraspecific fights encompassing adults (sexual mature individuals), as happens in *S. punctatus*. If this latter hypothesis is corroborated, a similar behavior is inferred for the Late Triassic *C. brasiliensis*, pushing back this conduct at the ancient forms of Rhynchocephalia, more than 200 Ma older than *S. punctatus*. Taking into account that fight behavior is also common within Squamata, it is suggested here that this is conservative comportment for Lepidosauria and, concerning rhynchocephalians it may be extended to the entire group from the Triassic to Holocene. In the record fossil is common to find examples of injuries caused by intraspecific fight including lepidosaurs and archosaurs (e.g. Tanke and Currie 1998; Lingham-Soliar 2004; Everhart 2008; Tanke and Rothschild 2010).

Further studies with paleopathological emphasis performed in other fossil Rhynchocephalia taxa can bring more information on this issue. In addition, this report is the oldest known record of pathologies (continuous osteomyelitis) in Lepidosauria.

### **Acknowledgements**

We thank Luiz Flávio Lopes (UFRGS) for the skillfully taken photographs and Dr. Léo Hartmann (UFRGS), for valuable comments in the manuscript. Suggestions and comments by Christian Foth, an anonymous reviewer and the Editor-in-Chief Gareth Dyke greatly improved the Ms. The comments of the anonymous reviewer were fundamental to improve hypothesis 1.

### **Funding**

Funds were provided by the Conselho Nacional de Desenvolvimento

Científico e Tecnológico (CNPq; Pq-2012-nº 304143/2012-0) and the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

## References

Arantes B, Soares M, Schultz C. 2009. *Clevosaurus brasiliensis* (Lepidosauria, Sphenodontia) do Triássico Superior do Rio Grande do Sul: anatomia pós-craniana e relações filogenéticas. *Rev Bras Paleontol.* 12:43–54. Doi:10.4072/rbp.2009.1.04 [Clevosaurus brasiliensis (Lepidosauria, Sphenodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul: postcranial anatomy and phylogenetic relationship]

Arantes B. 2011. Novos materiais de Rhynchocephalia da formação Caturrita (triássico superior) do Rio Grande do Sul, Brasil: estudo anatômico e implicações filogenéticas. [dissertation] [Porto Alegre, RS]: Universidade Federal do Rio Grande do Sul. [New materials of Rhynchocephalia from the Caturrita Formation (Upper Triassic) of Rio Grande do Sul, Brazil: Anatomic study and their phylogenetic implication.]

Arbour VM, Currie PJ. 2011. Tail and pelvis pathologies of ankylosaurian dinosaurs. *Hist Biol.* 23(4): 375–390, DOI: 10.1080/08912963.2011.563849

Baker R, Brothwell DR. 1980. *Animal Diseases in Archaeology.* Academic Press, London, New York, Sydney, p. 235

Bolze GJ, Martinelli AG, Paes Neto V, Soares MB 2015. Composição faunística da Zona de Assembleia de Riograndia (Triássico Superior) dos sítios Sesmária do Pinhal 1 (Candelária) e Linha São Luiz (Faxinal do Soturno): Análise Preliminar. *PaleoRS 2015*, São Gabriel, RS, Livro Resumos: 4. [Faunal composition of the Riograndia Assamblage Zone (Upper Triassic) from Sesmária do Pinhal 1 (Candelária) and Linha São Luiz (Faxinal do Soturno) sites: Preliminary analysis]

Bonaparte JF, Brea G, Schultz CL, Martinelli AG. 2007. A new specimen of *Guaibasaurus candelariensis* (basal Saurischia) from the Late Triassic Caturrita Formation of southern Brazil. *Hist Biol.* 19 (1):73–82.

Bonaparte JF, Martinelli AG, Schultz CL. 2005. New information on *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) from the Late Triassic of southern Brazil. *Rev Bras Paleontol.* 8:25–46.

Bonaparte JF, Martinelli AG, Schultz CL, Rubert R. 2003. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Rev Bras Paleontol.* 5:5–27.

Bonaparte JF, Schultz CL, Soares MB 2010a. Pterosauria from the Late Triassic of Southern Brazil. In: Bandyopadhyay Saswati. (Org.). *New aspects of Mesozoic Diversity - Lecture Notes in Earth Sciences.* 1ed. Berlin Heidelberg: Springer. 132:63–72.

Bonaparte JF, Schultz CL, Soares MB, Martinelli AG. 2010b. La fauna local de Faxinal do Soturno, Triásico Tardío de Rio Grande do Sul, Brasil. *Rev Bras Paleontol.* 13(3):233–246. [The local fauna of Faxinal do Soturno, Late Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil]

Bonaparte JF, Soares MB, Martinelli AG. 2012. Discoveries in the Late Triassic of Brazil improve knowledge on the origin of mammals. *Historia Natural, Fundación Felix de Azara, Tercera Serie* 2012(2):5–30.

Bonaparte JF, Sues HD. 2006. A new species of *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Upper Triassic of Rio Grande Do Sul, Brazil. *Paleontology.* 49:917–923.

Brothwell DR, Sandison AT. 1967. *Diseases in antiquity: A survey of the diseases, injuries, and surgery of early populations.* Thomas CC (Editor). Springfield, Illinois.

Buikstra JE, Cook DC. 1992. Paleopatologia. In Araujo AJG and Ferreira LF (Editors), *Paleopatologia e paleoepidemiologia: Estudos multidisciplinares* 41-85. Fundação Osvaldo Cruz Escola Nacional de Saúde Pública Departamento de Ciências Biológicas. Núcleo de Doenças Endêmicas Samuel Pessoa, Rio de Janeiro. [Paleopathology]

Butler RJ, Yates AM, Rauhut OWM, Foth C. 2013. A pathological tail in a basal sauropodomorph dinosaur from South Africa: Evidence of traumatic amputation? *J Vertebr Paleontol.* 33(1):224–228.

Cabral UG, Riff D, Kellner AWA, Henriques DDR. 2011. Pathological features and insect boring marks in a crocodyliform from the Bauru Basin, Cretaceous of Brazil. *Zool J Linn Soc.* 163(1s):S140–S151.

Capasso LL. 2005. Antiquity of Cancer. *Int J Cancer.* 113:2–13.

Cisneros JC, Gomes Cabral U, de Beer F, Damiani R; Costa Fortier D. 2010. Spondylarthritis in the Triassic. *PLoS ONE.* 5(10): e13425.  
Doi:10.1371/journal.pone0013425

Codorníu L, Garrido, A. 2013. New fossil record of Jurassic pterosaur from Northwestern Patagonia, Argentina. *J S Am Earth Sci.* 48:315–321.

Evans SE. 1983. Fracture and inferred behavior in a fossil reptile. *Copeia.* 3:845–847.

Everhart MJ. 2008. A bitten skull of *Tylosaurus kansasensis* (Squamata: Mosasauridae) and a review of mosasaur-on-mosasaur pathology in fossil record. *T of the Kans Acad Sci.* 111(3): 251-262.

Farke AA, O'Connor PM. 2007. Pathology in *Majungatholus crenatissimus* (Theropoda, Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Soc Vertebr Paleontol.* 27 (suppl. 2):180–184.

Foth C, Evers SW, Pabst B, Mateus O, Flisch A, Patthey M, Rauhut OWM. 2015. New insights into the lifestyle of *Allosaurus* (Dinosauria: Theropoda) based on another specimen with multiple pathologies. *PeerJ* 3:e940. DOI 10.7717/peerj.940.

Gradstein FM, Ogg JG, Schmitz MD, Ogg G. (Eds.). 2012. *The Geologic Time Scale 2012.* Boston, USA, Elsevier.

Hanna RR. 2002. Multiple injury and infection in a sub-adult theropod dinosaur *Allosaurus fragilis* with comparisons to allosaur pathology in the Cleveland-Lloyd Dinosaur Quarry Collection. *J Vertebr Paleontol.* 22(1):76–90.

Heckert AB, Lucas SG, Rinehart LF, Celeskey MD, Spielmann JA, Hunt AP. 2010. Articulated skeletons of the aetosaur *Typhothorax coccinarum* Cope (Archosauria: Stagonolepididae) from the Upper Triassic Bull Canyon Formation (Revueltian: early-mid Norian), eastern New Mexico, USA. *J Vertebr Paleontol.* 30 (3):619–642.

Horn BLD, Melo T, Schultz CL, Philipp RP, Kloss HP, Goldberg K. 2014. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *J S Am Earth Sci.* 55:123–132.

Hsiou AS, De França MAG, Ferigolo J. 2015. New data on the *Clevosaurus* (Sphenodontia: Clevosauridae) from the Upper Triassic of Southern Brazil. *PLoS ONE.* 10(9):e0137523. DOI: 10.1371/journal.pone.0137523.

Huchzermeyer FW, Cooper JA. 2000. Fibricess, not abcess, resulting from a localised inflammatory response to infection in reptiles and birds. *Veterinary Record.* 147:515–517.

Jacobson ER. 2007. Bacterial Diseases of Reptiles. In: Jacobson ER (Editor). *Pathology of Reptiles. Color atlas and text.* Taylor & Francis Group. 461–526p.

Jones MEH, Lappin AK. 2009. Bite-force performance of the last rhynchocephalian (Lepidosauria: Sphenodon). *J R Soc N.Z.* 39: 71-83.

Jones MEH, Curtis N, O'Higgins P, Fagan M, Evans SE. 2009. The head and neck muscles associated with feeding in *Sphenodon* (Reptilia: Lepidosauria: Rhynchocephalia). *Palaeontol Electron.* 12 (27A):56p.

Lappin AK, Husak KF. 2005. Weapon performance, not size, determines mating success and potential reproductive output in the collared lizard (*Crotaphytus collaris*). *Amer Nat.* 166 (3):426–436.

Lingham-Soliar T. 2004. Palaeopathology and injury in the extinct mosasaurs (Lepidosauromorpha, Squamata) and implicatios for modern reptiles. *Lethaia* 37:255–262.

Lucas SG. 2000. Pathological aetosaur armor from the Upper Triassic of Germany. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B (Geologie und Paläontologie).* 281:1–6.

Martinelli, AG, Bonaparte JF, Schultz CL, Rubert R. 2005. A new tritheledontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul (Brazil) and its phylogenetic relationships among carnivorous non-

mammalian eucynodonts. *Ameghiniana*. 42:191–208.

Martinelli AG, Rougier GW. 2007. On *Chalimania musteloides* Bonaparte (Cynodontia, Tritheledontidae) and the phylogeny of the Ictidosauria. *J Vertebr Paleontol*. 27(2):442–460.

Martinelli AG, Teixeira VPA, Marinho TS, Fonseca PH, Cavellani CL, Araujo AJG, Ribeiro LCB, Ferraz MLF. 2015. Fused mid-caudal vertebrae in the titanosaur *Uberabatitan ribeiroi* (Dinosauria) from the Late Cretaceous of Brazil and other bone lesions. *Lethaia*. 48(4):429–560. doi: 10.1111/let.12117.

Marsicano CA, Irmis RB, Mancuso AC, Mundile R, Chemale F. 2015. The precise temporal calibration of dinosaur origins. DOI: 10.1073/pnas.1512541112.

Martínez RN, Apaldetti C, Alcober OA, Correa GA, Abelín D. 2013. Vertebrate succession in the Ischigualasto Formation. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir 12*, *J Vertebr Paleontol*. 32(6):10–30.

Mehler SJ, Bennett RA. 2003. Oral, dental, and beak disorders of reptiles. *Vet Clin Exot Anim*. 6:477-503

Montali R J. 1988. Comparative pathology of inflammation in the higher vertebrates (reptiles, birds and mammals). *J. Comp. Pathol*. 99:1–26.

Nelson NJ, Thompson MB, Pledger S, Keall SN, Daugherty CH. 2004. Egg mass determines hatchling size, and incubation temperature influences post-hatching growth, of tuatara *Sphenodon punctatus*. *Zool Soc Lond*. 263:77–87. doi:10.1017/S095283690400490X.

Oliveira TV, Martinelli AG, Bento Soares M. 2011. New material of *Irajatherium hernandezii* Martinelli, Bonaparte, Schultz and Rubert 2005 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Upper Triassic (Caturrita Formation, Paraná Basin) of Brazil. *Palaeontol Z*. 85:67–82.

Ortner DJ. 2002. Infectious diseases: Introduction, biology, osteomyelitis, periostitis, brucellosis, glanders, and septic arthritis. In Ortner DJ editor *Identification of Pathological Conditions in Human Skeletal Remains*. 179–226p. Elsevier Sciences.

Reisz RR, Scott DM, Pynn BR, Modesto SP. 2011. Osteomyelitis in

Paleozoic reptile: ancient evidence for bacterial infection and its evolutionary significances. *Naturwissenschaften*. 98:551–555. DOI 10.1007/s00114-011-0792-1

Romo de Vivar Martínez PR, Bento Soares M. 2015. Dentary morphological variation in *Clevosaurus brasiliensis* (Rhynchocephalia, Clevosauridae) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. *PLoS ONE* 10(3): e0119307. DOI:10.1371/journal.pone0119307.

Rothschild BM. 2013. Nondestructive, epi-illumination surface microscopic characterization of surface discontinuity in bone: A new approach offers a descriptive vocabulary and new insights. *Anat Rec*. 296:580–589.

Rothschild BM, Martin LD. 2006. Skeletal Impact of Disease. *Bulletin New Mexico Museum of Natural History and Science*. 33: 1–230.

Rothschild BM, Naples V. 2015. Decompression syndrome and diving behavior in *Odontochelys*, the first turtle. *Acta Palaeontol Pol*. 60 (1): 163–167.

Rothschild BM, Tanke D. 1992. Paleoscene 13. Paleopathology of Vertebrates: Insights to Lifestyle and Health in the Geological Record. *Geosci Can*. 19:73–82.

Sassoon J, Noè LF, Benton MJ. 2012. Cranial anatomy, taxonomic implications and palaeopathology of an Upper Jurassic pliosaur (Reptilia: Sauropteygia) from Westbury, Wiltshire, UK. *Palaeontology*. 55(4):743–773.

Soares MB, Schultz CL and Horn BLD. 2011. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. *An Acad Bras Cienc*. 83:329–354.

Tanke DH, Currie PJ. 1998. Head-biting behaviour in theropod dinosaurs: Paleopathological evidence. *GAIA* 15:167-184.

Tanke DH, Rothschild BM. 2010. Paleopathologies in Albertan ceratopsids and their behavioral significance. In Ryan, M.J., Chinnery-Allgeier, B.J. and Eberth, D.A. (Eds.): *New Perspectives on Horned Dinosaurs*, 355–384p. Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis, Indiana.

Thompson RC, Allam AH, Lombardi GP, Wann LS, Sutherland ML, Sutherland JD, Soliman MA, Frohlich B, Mininberg DT, Monge JM, Vallodolid CM, Cox SL, Abd el-Maksoud G, Badr I, Miyamoto MI, el-Halim Nur el-Din A, Narula J, Finch CE, Thomas GS. 2013: Atherosclerosis Across 4000 Years of Human History: The Horus Study of Four Ancient Populations. *The Lancet*. 381 (9873):1211–1222.

Trotteyn MJ, Martínez RN. 2013. Primer registro de displasia coxofemoral en un rincosaurio del Triásico Superior. *Ameghiniana* 50(2):217-226. 2013. DOI: <http://dx.doi.org/10.5710/AMGH.18.11.2011.55.1> [First record of hip dysplasia in a rhynchosaur from the Upper Triassic]

Vega CS, Maisch MW. 2014. Pathologic features in Upper Permian and Middle Triassic dicynodonts (Synapsida, Therapsida). In: Kammerer CF, Angielczyk KD, Fröbisch J, editors. *Early evolutionary history of the Synapsida. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*. Heidelberg: Springer. 151–161p. DOI:10.1007/978-94-007-6841-3\_9.

Waldron T. 2009: *Palaeopathology*. Cambridge Manuals in Archaeology, Cambridge University Press. p 279.

Witzmann F, Asbach P, Remes K, Hampe O, Hilger A, Paulke A. 2008. Vertebral pathology in an ornithomimid dinosaur: a hemivertebra in *Dysalotosaurus lettowvorbecki* from the Jurassic of Tanzania. *Anat Rec*. 291:1149–1155.

Witzmann F, Claeson KM, Hampe O, Wieder F, Hilger A, Manke I, Niederhagen M, Rothschild BM, Asbach P. 2011. Paget disease of bone in a Jurassic dinosaur. *Curr Biol*. 21: R647–R648.

Witzmann F, Schwarz-Wings D, Hampe O, Fritsch G, Asbach P. 2014. Evidence of spondyloarthropathy in the spine of a phytosaur (Reptilia: Archosauriformes) from the Late Triassic of Halberstadt, Germany. *PLoS ONE*. 9(1): e85511. DOI: 10.1371/journal.pone.0085511.

Zammit M, Kear BP. 2011. Healed bite marks on a Cretaceous ichthyosaur. *Acta Palaeontol Pol*. 56(4):859–863.

Zerfass H, Lavina EL, Schultz CL, Garcia AJV, Faccini UF, Chemale.

2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of southernmost Brazil: a contribution to southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sediment Geol.* 161:85–105.

### CAPTION OF FIGURES

**Figure 1.** (A) Chrono and biostratigraphy of Triassic units with vertebrate assemblages zones (AZ) from southern Brazil, with the skull of *Clevasaurus brasiliensis* (UFRGS-PV0748T) in dorsal view. The ages (Ma) of the column follow Gradstein et al., (2012). Chrono and biostratigraphy was modified from Zeffass et al., (2003) and Horn et al., (2014). The radiometric datings of 236, 231.4 and 225.9 Ma correspond to the first half of the Chañares Formation (Marsicano et al., 2015), the base of the Ischigualasto Formation, and the base of Los Colorados Formation (Martínez et al., 2013), respectively. (B) Right lower jaw and detail of the anterior portion of dentary (C) in lateral view of a non-pathological specimen of *C. brasiliensis* (UFRGS-PV1152T).

**Figure 2.** (A) UFRGS- PV-0753-T in lateral view (partial snout with the left lower jaw in occlusion); (B) Detailed of the left dentary of UFRGS-PV-0753-T with pathology; (C) UFRGS-PV-0748-T in left lateral view; (D) detail of right dentary of UFRGS-PV-0748-T with pathology; (E) detail of left dentary of UFRGS-PV-0748-T whit pathology. Abbreviations. d: dentary; mx: maxilla; or: orbit; pmx: premaxilla. The pathology is indicated by the arrow.

**Figure 3.** (A) UFRGS-PV-0752-T in left lateral view; (B) Detailed of the left dentary of UFRGS-PV-0752-T with pathology; (C) UFRGS-PV-0754-T in right lateral view; (D) detail of right dentary of UFRGS-PV-0754-T with pathology; (E) UFRGS-PV-0758-T in left lateral view; (F) detail of left dentary of UFRGS-PV-0758-T with pathology. The pathology is indicated by the arrow.

**Figure 4.** *Sphenodon punctatus* deposited at the Departamento de Paleontologia e Estratigrafia of the UFRGS with pathology. (A) Left dentary in lateral view with pathology (the pathology is indicated by the arrow). (B) Anterior detail of left dentary with pathologies. (C) Detail of the anterior left dentary with pathologies. (D) Detail of the ventral dentary with pathologies.

Figure 1.

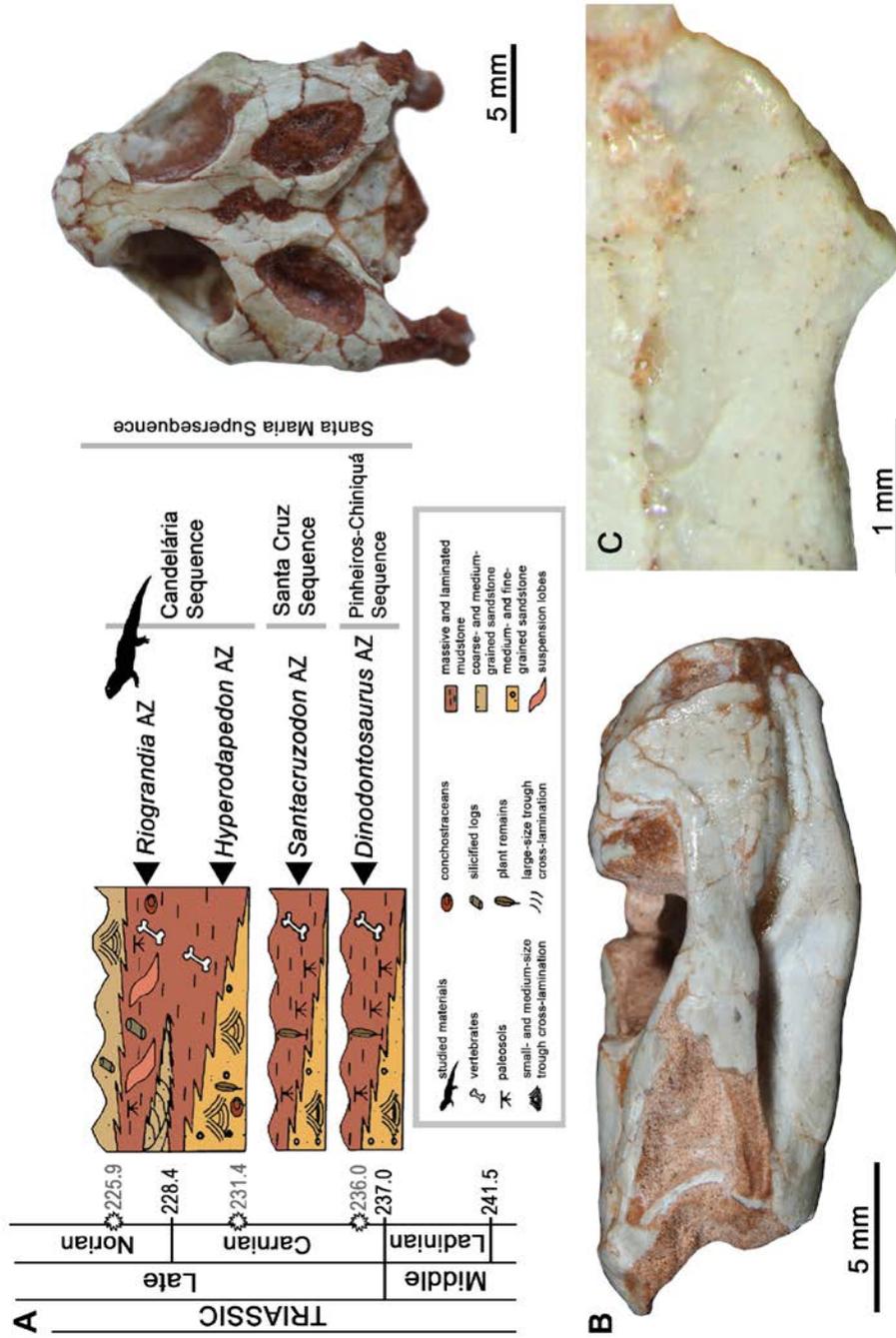


Figure 2.

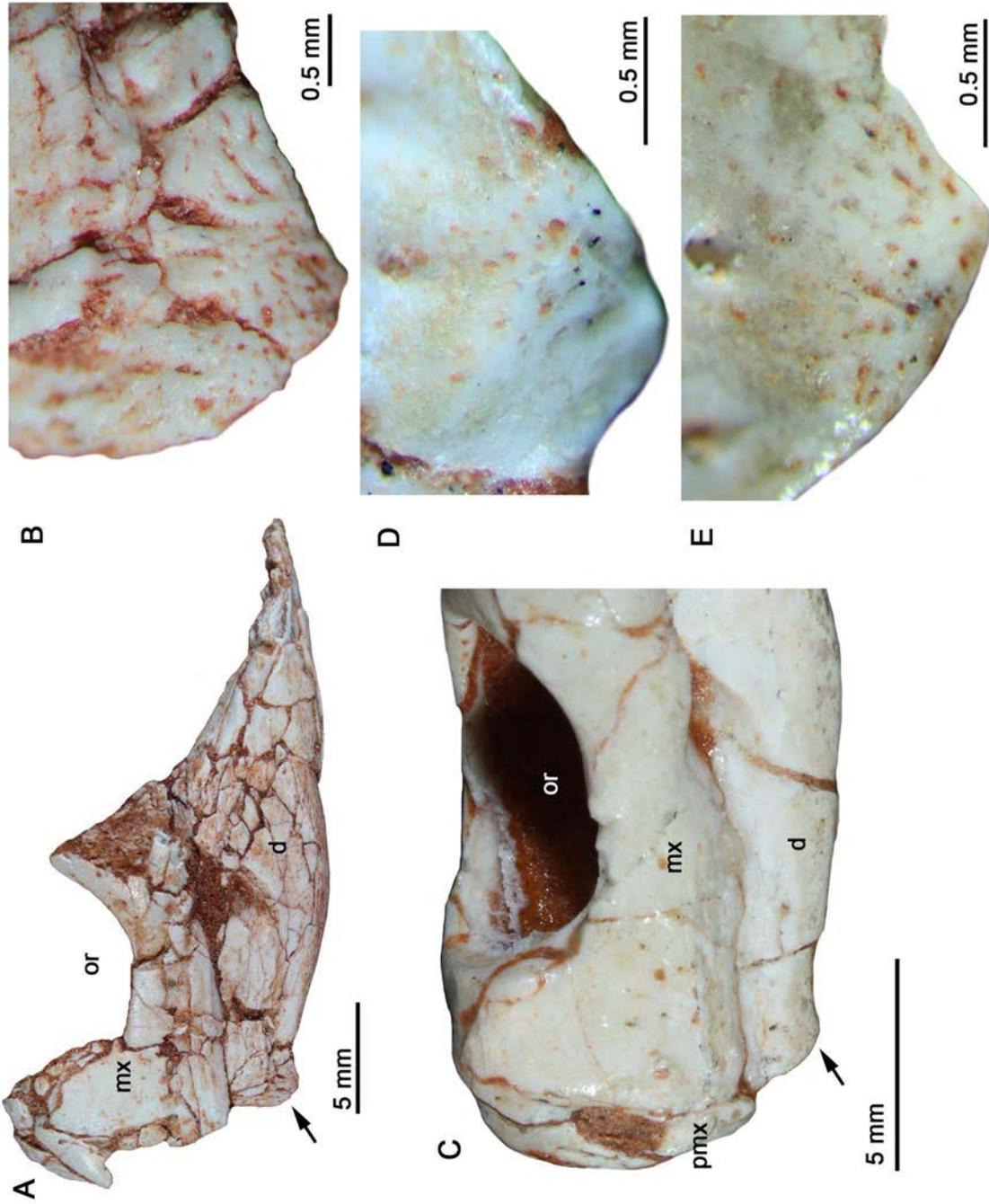
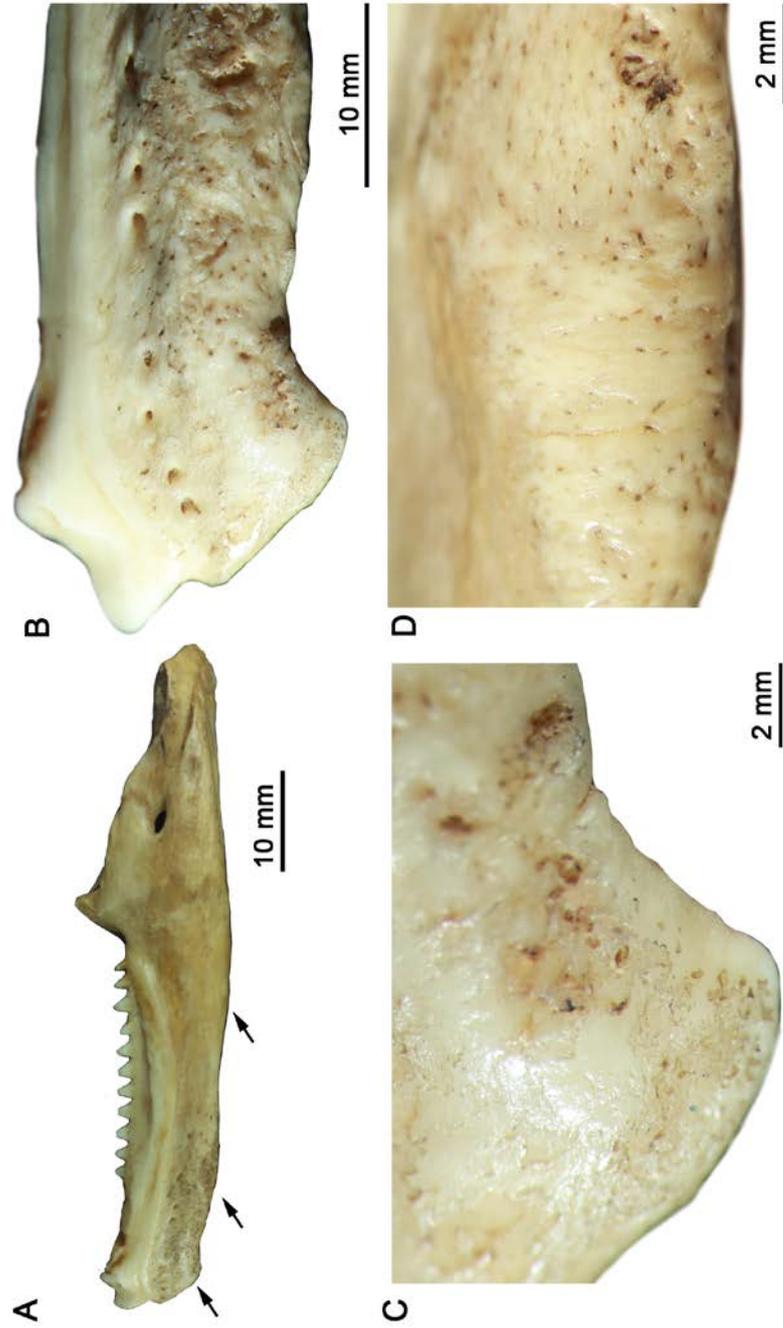


Figure 3.



Figure 4.



## ARTIGO 2.

**A new rhynchocephalian from the Late Triassic of southern Brazil enhances eusphenodontian diversity**

PAULO R. ROMO DE VIVAR, AGUSTÍN G. MARTINELLI, ANNIE SCHMALTZ  
HSIOU, MARINA BENTO SOARES



**Journal of Systematic Palaeontology** <onbehalfof@manuscriptcentral.com>  
para eu ▾

ter, 4 de set de 2018 18:15 ★ ↶ ⋮

🌐 inglês ▾ > português ▾ Traduzir mensagem

Desativar para: inglês ×

04-Sep-2018

Dear Mr Romo de Vivar:

Your manuscript entitled "A new rhynchocephalian from the Late Triassic of southern Brazil enhances eusphenodontian diversity" has been successfully submitted online and is presently being given full consideration for publication in Journal of Systematic Palaeontology.

Your manuscript ID is TJSP-2018-0097.

Please mention the above manuscript ID in all future correspondence or when calling the office for questions. If there are any changes in your postal address or e-mail address, please log in to ScholarOne Manuscripts at <https://mc.manuscriptcentral.com/tjsp> and edit your user information as appropriate.

You can also view the status of your manuscript at any time by checking your Author Centre after logging in to <https://mc.manuscriptcentral.com/tjsp>.

Thank you for submitting your manuscript to Journal of Systematic Palaeontology.

Sincerely,  
Journal of Systematic Palaeontology Editorial Office

Ativar o Windows  
Acesse as configurações do computador para  
ativar o Windows.

**ARTIGO 2.****A new rhynchocephalian from the Late Triassic of southern Brazil enhances eusphenodontian diversity**

Paulo R. Romo de Vivar<sup>a\*</sup>, Agustín G. Martinelli<sup>b,c</sup>, Annie Schmaltz Hsiou<sup>d</sup> and Marina Bento Soares<sup>a,b</sup>

<sup>a</sup>*Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento Gonçalves, 9500 Agronomia, Porto Alegre, RS, CEP 91501-970, Brazil. paulo.rorvm@gmail.com*

<sup>b</sup>*Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento Gonçalves, 9500 Agronomia, Porto Alegre, RS, CEP 91501-970, Brazil. marina.soares@ufrgs.br*

<sup>c</sup>*CONICET-Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', Av. Ángel Gallardo 470, Buenos Aires, C1405DJR, Argentina. agustin\_martinelli@yahoo.com.ar*

<sup>d</sup>*Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, São Paulo, Brazil. anniehsiou@ffclrp.usp.br*

*\*Corresponding author.*

## Abstract

Herein we describe a new eusphenodontian, *Lanceirosphenodon ferigoloi* gen. et sp. nov., from the Upper Triassic (Norian) *Riograndia* Assemblage Zone (AZ) of the Candelária Sequence (Santa Maria Supersequence) of Rio Grande do Sul, Brazil. The new taxon consists of an almost complete left dentary with dentition, which exhibits a mosaic of features considered 'typical' of non-eusphenodontian rhynchocephalians, along with others reported for eusphenodontian taxa. It has the typical sphenodontian regionalized dentition with 19 teeth and also pleuroacrodont implantation; the additional dentition presents alternation of size and shape, with the last additional teeth resembling a spear in labial view; a developed mentonian process is also present. Our phylogenetic analysis places *Lanceirosphenodon* as one of the most basal Eusphenodontia and reinforces the hypothesis that the Rhynchocephalia clade passed through an early diversification, probably in the Early Triassic, followed by morphological disparity explosion by that time. Based on the ontogenetic sequence of *Sphenodon*, *Lanceirosphenodon* was fitted between the stages T2 and T3, representing a probable early juvenile individual. In spite of the ontogenetic stage, the set of characters showed by *Lanceirosphenodon*, including two apomorphies, supports its recognition as a new eusphenodontian. This new sphenodontian increases the known faunal diversity for the Triassic of Gondwana and more locally for the *Riograndia* AZ of southern Brazil.

**Key Words:** Eusphenodontia; *Riograndia* Assemblage Zone; Faxinal do Soturno; South America; Triassic

## Introduction

Rhynchocephalia was proposed by Günther in 1867 to include the 'bizarre' *Sphenodon punctatus* and morphologically similar extinct taxa (Günther 1897; Howes 1901; Evans & Jones 2010). Among these taxa were included groups now proved to be not phylogenetically closed to *Sphenodon* (Evans & Jones 2010), such as proganosaurs, mesosaurs, rhynchosauroids and clariids (e.g., Osborn 1903; Evans & Jones 2010). Almost one century after Günther's work, the cladistic approach triggered off by Gauthier *et al.* (1988) recognized Rhynchocephalia as a monophyletic group that includes *Gephyrosaurus* and Sphenodontia (*sensu* Benton 1985), constituting with Squamata the clade Lepidosauria (e.g., Gauthier *et al.* 1988; Reynoso 2000; Evans 2003; Reynoso & Clark 2005; Jones 2009; Apesteguía *et al.* 2012; Rauhut *et al.* 2012; Martínez *et al.* 2013). Even though Rhynchocephalia's higher taxonomic composition is stable nowadays (e.g., Jones 2009; Apesteguía *et al.* 2012), relationships among its internal clades still remain unresolved (see Hsiou *et al.* 2015).

Particularly during the Late Triassic to Middle Jurassic interval, Rhynchocephalia was a highly diversified and a cosmopolitan group, with around 50 fossil taxa described so far (Evans & Jones 2010; PRR, pers. obs.). Consequently, rhynchocephalians are considered one of the most abundant components of the Mesozoic microvertebrate faunas, although today, only one species remains still alive, *Sphenodon punctatus*, restricted to New Zealand (Daugherty *et al.* 1990 in Evans *et al.* 2001; Evans & Jones 2010; Rauhut *et al.* 2012; Hay *et al.* 2010). The chronological amplitude of Rhynchocephalia has been considered from Late Triassic to Recent (e.g. Evans *et al.* 2001; Apesteguía *et al.* 2012; Rauhut *et al.* 2012). However, the hitherto known oldest fossil record corresponds to the 'Vellberg jaws' (cf. *Diphydontosaurus* sp.) from the Erfurt Formation of Germany, dated in 239-249 Ma, which corresponds to the end of the Middle Triassic (Ladinian; Jones *et al.* 2013). Jones *et al.* (2013) has proposed, based on molecular data and fossil record, the divergence between Squamata and Rhynchocephalia should have occurred about 240.8 Ma ago, corresponding to the beginning of the Ladinian. But new studies based on molecular and morphological data have estimated the origin of Squamata

clade around 257 Ma (near to the Permian/Triassic mass extinction; Simões *et al.* 2018), which implies that the divergence between Squamata and Rhynchocephalia should have happened around the same time.

### **Rhynchocephalian content**

The cladistic analysis of Gauthier *et al.* (1988) allowed defining Rhynchocephalia as a monophyletic group including *Gephyrosaurus* and Sphenodontia (*sensu* Benton 1985). The latter clade is defined as the group including *Sphenodon* and all rhynchocephalians that are closer to *Sphenodon* than *Gephyrosaurus*. Several analyses have resulted in a well-supported, large clade within Sphenodontia, which was informally called ‘crown-Sphenodontia’ (e.g., Fraser & Benton, 1989; Apesteguía *et al.* 2012; Apesteguía & Carballido, 2014) or ‘derived-Sphenodontia’ (e.g., Apesteguía *et al.* 2012, 2014: supplementary material). Recently, Herrera-Flores *et al.* (2018) proposed the formal name Eusphenodontia for this stable clade, which is defined as the least inclusive clade containing *Polysphenodon muelleri*, *Clevosaurus hudsoni* and *Sphenodon punctatus*.

Basal rhynchocephalians or non-eusphenodontians, such as the Late Triassic *Diphydontosaurus* and the Early Jurassic *Gephyrosaurus*, do not form a monophyletic group but they share several distinctive features: (1) long and very narrow slender teeth; (2) oval and flat dental symphysis divided by a deep groove; (3) fairly straight ventral margin of the dentary; (4) elongated anteroposterior joint of the mandible, suggesting they could have a low degree of propalinal movement; (5) simple, small, conical teeth with ovoid bases, and without flanges, whose mesiodistal and labiolingual dimensions are similar; (6) adult individuals with at least four or five succession teeth in the anterior portion of the tooth row; (7) absence of a broad and deep Meckelian canal; (8) absence of secondary bone development (secondary dentin according to Fraser 1986) below the tooth row; (9) several rows of teeth in the palatine; (10) simple articulation between the premaxilla and the maxilla, involving only a small overlap of them; (11) relatively narrow nasals; and (12) low coronoid projection (Säilä 2005; Jones 2008, 2009; Apesteguía *et al.* 2012; Apesteguía & Carballido 2014).

Whiteside and Duffin (2017) and Whiteside *et al.* (2017) recently described new Late Triassic rhynchocephalians that were also considered as basal forms: *Gephyrosaurus evansae* and *Penegephyrosaurus curtiscoppi* from Holwell quarry complex (Rhaetian), near to Bristol (England), and *Deltadectes elvetica* from Upper Gruhalde Member of Klettgau Formation (Norian/Rhaetian), Hallau (Switzerland; Whiteside *et al.* 2017). However, these authors did not include them in a phylogenetic analysis.

Within Eusphenodontia, five groups are frequently recovered and relatively consistent in different phylogenetic hypotheses: (1) Clevosaurs (e.g., Wu 1994; Reynoso 1996, 1997; Rauhut *et al.* 2012; Martínez *et al.* 2013; it is roughly the same Clevosauridae of Bonaparte & Sues, 2006; Hsiou *et al.* 2015; Herrera-Flores *et al.* 2018). It is a quite conflictive group regarding its composition and internal relationships (see Hsiou *et al.* 2015; Herrera-Flores *et al.* 2018) and usually includes *Polysphenodon*, *Brachyrhinodon*, and *Clevosaurus* species (with the exception of *Cl. latidens* re-named as *Fraserosphenodon latidens*; Herrera-Flores *et al.* 2018). Moreover, Herrera-Flores *et al.* (2018) considered *Polysphenodon* as positioned outside this clade; (2) Sphenodontinae (e.g., Reynoso 1996; Apesteguía & Novas 2003; Rauhut *et al.* 2012; Martínez *et al.* 2013; Hsiou *et al.* 2015), which is composed by *Sphenodon*, *Oenosaurus*, *Cynosphenodon* and *Zapatodon* (e.g., Reynoso 1996; Apesteguía & Novas 2003; Rauhut *et al.* 2012; Martínez *et al.* 2013). However, some phylogenetic analyses have recovered Sphenodontinae as a paraphyletic group (e.g., Apesteguía *et al.* 2012, 2014; Apesteguía & Carballido 2014); (3) Ophistodontia, which includes *Opisthias*, *Priosphenodon*, *Toxolophosaurus*, *Eilendon* and *Sphenotitan*. This is the more constant group in different studies and was defined by Apesteguía & Novas (2003) as the group including all sphenodonts that are more related to *Priosphenodon* than to *Sphenodon* (e.g., see also Rauhut *et al.* 2012; Martínez *et al.* 2013); (4) Eilenodontinae, which includes *Priosphenodon*, *Toxolophosaurus* and *Eilendon*, and represents the sister-group of *Opisthias* (e.g., Apesteguía & Novas 2003; Apesteguía *et al.* 2012, 2014; Rauhut *et al.* 2012); (5) Finally, the eupropalinal forms, which includes sphenodontines, eilenodontines and their relatives (*sensu* Apesteguía 2005; Apesteguía *et al.* 2012, 2014). Recently, Herrera-Flores *et al.* (2018) propose the clade Neosphenodontia to the most

inclusive clade containing *S. punctatus* but not *Cl. Hudsoni*. Thus, this definition includes the last four clades (2-5) aforementioned.

There are three other minor eusphenodontian groups that currently remain constant in different phylogenetic hypotheses, these are: (1) Pleurosaurs, which include the aquatic *Pleurosaurus goldfussi*, *Pl. ginsburgi*, *Palaeopleurosaurus posidoniae* and *Vadasaurus herzogi* (e.g., Rauhut *et al.* 2012; Apesteguía *et al.* 2014; Pleurosauridae for Bever & Norrell 2017). (2) ‘Shapeosaurs’, which include *Kallimodon* and *Sapheosaurus* (e.g., Apesteguía *et al.* 2012, 2014; Rauhut *et al.* 2012); and, (3) a clade formed by *Theretairus* and *Sphenovipera* (e.g. Apesteguía & Novas 2003; Apesteguía *et al.* 2012, 2014; Martínez *et al.* 2013; Bever & Norrell 2017).

In the Southern Hemisphere, few rhynchocephalian fossils are known from the Triassic and Jurassic periods. On the contrary, the Cretaceous fossil record is the most taxonomically diverse with a great morphological disparity; being more conspicuous than from Argentina (see Table 1). The oldest Gondwanan record of rhynchocephalians correspond to: (1) an indeterminate specimen discovered in the Late Triassic *Hyperodapedon* Assemblage Zone (AZ; Upper Carnian) of the Candélaría Sequence (Santa María Supersequence), southern Brazil (Pretto *et al.* 2011; ASH, pers. obs.), as yet under study; (2) *Clevosaurus brasiliensis* Bonaparte & Sues 2006, from the *Riograndia* AZ, top of the Candélaría Sequence (Bonaparte & Sues 2006; Soares *et al.* 2011; Horn *et al.* 2014); and (3) *Sphenotitan leyesi* Martínez *et al.* 2013, from the Quebrada del Barro Formation, Marayes-El Carrizal Basin, western Argentina (Martínez *et al.* 2013). These latter two taxa have a Norian age, and both are the most abundant component within their respective faunal associations (Bonaparte *et al.* 2010; Martínez *et al.* 2013; Bolze *et al.* 2015; see also Discussion section). Moreover, they have the peculiarity of being robust forms and belong to the clade Eusphenodontia.

In this contribution, we introduce a new rhynchocephalian taxon that represents the second genus for the *Riograndia* AZ of the Candélaría Sequence (Fig. 1, 2), enlarging the fossil diversity of small-size forms in the Late Triassic of western Gondwana. The material consists of a well-preserved lower jaw with dentition that is noticeably distinctive from the already known *Clevosaurus brasiliensis*. The new taxon is here anatomically described, compared with other

rhynchocephalians and phylogenetically analysed. Within this scenario, it is nested as a basal eusphenodontian.

## **Material and Methods**

### **Institutional abbreviations**

CAPPA/UFSM: Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica, Universidade Federal de Santa Maria, São João do Polêsine, Brazil; IGM: Instituto de Geologia, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, México; UFRGS-PV-T: Laboratório de Paleontologia de Vertebrados, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Triassic Collection, Porto Alegre, Brazil.

### **Material**

The specimen here studied, CAPPA/UFSM 0226, consists of a well preserved incomplete left dentary with dentition exposed only in lateral view (Fig. 2). It is stored at the Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica of the Universidade Federal de Santa Maria, São João do Polêsine County, Rio Grande do Sul State, Brazil.

CAPPA/UFSM 0226 was prepared at the Laboratório de Paleontologia de Vertebrados of the Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Photographs were taken using a digital camera EOS Rebel T3i with macro lens SIGMA EX DG. The images were manipulated with the software Inkscape 0.91 and GIMP 2.8. In addition, the specimen was scanned in the Scan Sky at the Laboratório de Sedimentologia e Petrologia (LASEPE) of the Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS), Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil. The CT scanned images were processed with AVIZO 7.1.

### **Phylogenetic analysis**

CAPPA/UFSM 0226 was included in the data matrix of Herrera-Flores *et al.* (2018) with the addition of *Youngina*, as codified by Apesteguía *et al.* (2014). Moreover, some modifications were made to the dataset of Herrera-Flores *et al.* (2018), as follow.

**Character 39** (Coronoid process, height relative to that of the jaw at the level of the anterior end of the coronoid process). We used it as was proposed by Bever & Norell (2017). We scored *Clevosaurus convalis*, *Cl. bairdi*, *Cl. petilus*, *Cl. secctumsemper*, *Cl. mcgilli* and *Cl. wangi* based on bibliographic revision, and *Cl. brasiliensis* by direct observation in first hand (UFRGS-PV-606-T, UFRGS-PV-748-T, UFRGS-PV-754-T, UFRGS-PV-758-T).

**Character 42** (Marginal dental implantation, type). We scored *Planocephalosaurus* with '1' (degree of posterior acrodonty), following the score by Reynoso (1996). Also, we considered this genus as having the anterior dentition weakly pleurodont and the posterior one acrodont, following Jenkins *et al.* (2017) and Fraser and Shelton (1988).

**Character 44** (Dentary regionalization with small juvenile teeth in the anterior region of maxilla and dentary). We simplified it as in Reynoso (1996), because the character-states are redundant with those of Character 42.

**Character 73** (Anterior caniniform teeth in maxillae and dentary). We added this character that was taken from Bever and Norell (2017; see character 80 of their list of characters, and 78 in the matrix).

**Characters 62 and 63.** These were removed, because in the original data set of Apesteguía *et al.* (2014), and subsequent works (Hsiou *et al.* 2015; Herrera-Flores *et al.* 2018), all taxa were coded as missing data (?). Consequently, our dataset have 73 characters and not 75 (which would be expected when adding one character to the data set of 74 original characters).

As a result, the new data matrix includes 73 characters and 49 terminal units (see Suppl. Inf.). The data matrix was analysed using the program TNT (Tree Analysis Using New Technology, v. 1.5; Goloboff & Catalano 2016). We performed a heuristic search, using Maximum Parsimony as optimality criterion and under equal weights. All characters were used as non-additive (=unordered). The tree search consisted of 10,000 replicates of Wagner trees with random addition of taxa followed by Tree Bisection and Reconnection (TBR) branch swapping, holding 10 trees per replication. The resulting most parsimonious trees were subjected to a final round of TBR branch swapping. In addition as measures of tree support, decay indices (Bremer support values)

were calculated, and a bootstrap resampling analysis, with 10,000 pseudoreplicates, was performed. After all, the IterPCR protocol (Pol & Escapa 2006) was employed to identify unstable taxa and their possible phylogenetic position.

## Systematic palaeontology

Superorder **Lepidosauria** Haeckel 1866

Order **Rhynchocephalia** Günther 1867 (*sensu* Gauthier *et al.* 1988)

Suborder **Sphenodontia** Williston 1925 (*sensu* Benton 1985)

No rank **Eusphenodontia** Herrera-Flores *et al.* 2018

Genus ***Lanceirosphenodon*** gen. nov.

*LSID*: urn:lsid:zoobank.org:act:FB9C6919-FAB7-4847-BA34-33994C400536

**Type species and only known species.** *Lanceirosphenodon ferigoloi* sp. nov.

**Derivation of name.** ‘Lanceiros’ in Portuguese means ‘spear’, in reference to the shape of the last additional teeth that remind a spear-head and in memory of the *Lanceiros Negros* (Black Lancers), a group formed by slaves armed with long spears, who fought for freedom during the Farroupilha War occurred in Rio Grande do Sul State, Brazil (1835-1845), and whose massacre has put an end to the referred war. ‘*Sphenodon*’ refers to the extant genus *Sphenodon*.

**Diagnosis.** As for type and only known species.

***Lanceirosphenodon ferigoloi*** sp. nov.

(Figures 3-5)

*LSID*: urn:lsid:zoobank.org:act:9922F3B4-4549-4EE2-A56D-4B8717DC798E

**Derivation of name.** In honour to Dr. Jorge Ferigolo, renowned Brazilian palaeontologist of the Museu de Ciências Naturais of the Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCN/FZBRS, Porto Alegre, Brazil) that

headed the Brazilian Pro-Guaíba Project, in which several localities and new fossils, from the Triassic of the Rio Grande do Sul State, were discovered, including the first rhynchocephalian materials.

**Holotype.** CAPP/UFMS 0226, left dentary, missing the posterior part, with almost complete dentition.

**Geographic provenance and age.** Linha São Luiz outcrop (29°33'45' S - 53°26'48' W), located north to the Faxinal do Soturno city, Rio Grande do Sul State, Southern Brazil (Fig. 1). This outcrop belongs to the top of the Candelária Sequence, Santa Maria Supersequence, interpreted as a fluvial/deltaic depositional environment (Horn *et al.* 2014), and its fossil content is assigned to the *Riograndia* Assemblage Zone (AZ) (Soares *et al.* 2011). The age is considered as Norian, based on a recently dating (zircon U-Pb analyses) of  $225.42 \pm 0.37$  Ma (Langer *et al.* 2018).

**Diagnosis.** Small sphenodontian rhynchocephalian differing from all other rhynchocephalians in having the following combination of features (\*asterisk indicates autapomorphies): dentary with a low and squared coronoid process; alternation of size and shape of the additional teeth of the dentary (similar to what is observed in the anterior additional teeth of the maxilla of *Sphenodon*), where the highest teeth are D-shaped and the lower ones are most cylindrical\*; the last additional teeth (although they have a D-shape) lightly resemble a spear in labial view; teeth without ornamentation; anterolateral flanges in the additional teeth; pleuroacrodonty, that is to say a marginal dental implantation with degree of posterior acrodonty begin the successional teeth with pleurodonty with anteriorly sub-dental shelf\*; symphyseal region with a conspicuous groove (similar to *Cynosphenodon* and *Sphenovipera*) that is continuous with the Meckelian groove; and a well-developed and pointed mentonian process\*.

### **Anatomical description and comparisons**

CAPP/UFMS 0226 consists of a well preserved incomplete left dentary with dentition exposed only in lateral view. The whole dentary is laying with its lingual surface over the rocky matrix. Postdentary bones are not preserved. Features of its medial surface and internal structures are accessed through the  $\mu$ CT images. Measurements and ratios are shown in Tables 2 and 3, respectively.

**Dentary.** The dentary is dorsoventrally low and anteroposteriorly long and slender. It is very small in comparison to available specimens of early ontogenetic stages of other rhynchocephalians (see: Robinson 1976; Reynoso & Clark 1998; Reynoso 1997, 2003; Apesteguía *et al.* 2012). Its preserved portion is 9.16 mm in length. The height of the dentary decreases anteriorly, being 1 mm depth at the pre-coronoid region. The length from the tip of the symphysis to the anterior edge of the coronoid process is 7.12 mm, and the maximum height of jaw pre-coronoid process is 1.22 mm, obtaining a ratio (H/L) of 0.17. The dentary shows little development of secondary bone, which does not cover its most anterior region. The secondary bone is a feature clearly observed in rhynchocephalians, but it is absent in basal taxa, such as *Gephyrosaurus* and *Diphydontosaurus* (Fraser 1988; Apesteguía *et al.* 2012). The growth of secondary bone (Fig. 1A, B, C) with respect to the anterior region, is similar to the pattern observed in specimens of *Cynosphenodon* IGM 6659 (probably ontogenetic stage S of Harrison 1901a, b; see Reynoso 2003: figure 1A) and especially IGM 6658 (ontogenetic stage T3-T4 of Robinson 1976; see Reynoso 2003: figure 1B) (Fig. 1C, 4I).

In lateral view (Fig. 3, 4H, I), there are seven mentonian foramina irregularly spaced along the dentary. The most anterior foramen is the largest, and the posterior most is the second largest. The ventral margin of the dentary is nearly straight, and its symphyseal region projects mediodorsally. A straight ventral margin is a feature seen in basal forms, but is also present in *Sphenocondor*, and in some eusphenodontians, such as *Cynosphenodon* (Reynoso 1996, 2003; Apesteguía *et al.* 2012). The dorsal margin of the dentary is slightly convex in occlusal view, curving medially both in the symphyseal and posterior regions (Fig. 4K); in transversal section it is sigmoid (Fig. 4A). The mentonian process is well developed, and its tip is slightly rounded in lateroventral view (Fig. 3B-C). Regarding to the shape of the ventral margin and the symphysis, CAPP/UFMS 0226 is very similar to juveniles specimens of *Cynosphenodon* [IGM 668 (T3-T4) and IGM 6659 (S1)] and also *Theretairus* and *Planocephalosaurus*; although, in these latter taxa the ventral margin is more rounded.

Based on the  $\mu$ Ct images, the dentary CAPP/UFMS 0226 has a subdental shelf anteriorly conspicuous in medial view, which becomes narrower

under the firsts anterior hatchling teeth until it disappears below the level of the last hatchling teeth (Fig. 4A, K). In the anterior region, dorsally to the subdental shelf, the dentary has a pronounced postsymphyseal lamina. The Meckelian canal is (apparently) open and its anterior end angles downwards running curving medially both in the symphyseal and posterior regions between of the postsymphyseal lamina and close to the ventral edge of the dentary. Anteriorly, the Meckelian canal reaches the symphysis and is continuous with a small groove over the symphyseal facet (Fig. 4A, C, D, E, G, K, 5A, B, C). This combination of features is particularly similar to the condition seen in *Cynosphenodon* and *Sphenovipera*, and also to that of *Gephyrosaurus* and *Diphydontosaurus*.

In anterior view, the symphysis has a narrow oval shape, and its ventral tip has a stake-like process (Fig. 4G). There is a poorly developed spur on the anterodorsal portion of the dentary, being fairly similar to that of *Sphenodon*, and very similar to that of juvenile specimens of *Cynosphenodon*, but not to adult specimens in which a more developed spur is clearly seen.

The coronoid process is not totally complete, but its broken portion seems to be small and, consequently, this process remains low and square in shape. The mandibular foramen is broad. In medial view, the adductor fossa is wide and starts almost at the same level of the top of the coronoid process. However, this portion of the jaw is partially covered, probably, by calcite (calcium carbonate), denser than bone, hampering the observation of some features in the  $\mu$ Ct images.

**Dentition.** The regionalized dentition is well-preserved, with 19 teeth. Several dental generations are represented and arranged in an anteroposterior sequence, including: four successional teeth; nine hatchling teeth; and six additional teeth. The teeth in the anterior portion of the dentary are positioned in a more ventral plane than those of the posterior region (Fig. 4A, K).

The successional teeth are the most columnar ones. The most anterior tooth is the smallest of the successional series, and the posterior most one is the less columnar and having an almost triangular shape (Fig. 3). A 'caniniform' tooth is not exhibit. The cross-section of the successional teeth is circular and do not present wear facets, neither growth of secondary bone (Figs 3, 4B). All successional teeth show a weakly pleurodont implantation (Fig. 4C).

The successional teeth implantation is weakly pleurodont, because it is seen that the labial region near to the base of the teeth is slightly overloaded on the lateral surface of dentary (Fig. 4A, C, K). In addition to that, the other part of the base of each tooth is fused to the subdental shelf; consequently, they would not be acrodon in implantation (sensu Auge 1997). To be considered as acrodon, the tooth base should not be fused to the subdental shelf or the subdental shelf is absent (Jenkins *et al.* 2017). The overall arrangement of the successional teeth of CAPP/UFMS 0226 is similar to that observed in juvenile specimens of *Cynosphenodon* [IGM 668 (T3-T4) and IGM 6659 (S1)] (see Reynoso 2003: figures 1A-B).

The hatchling series begins after the fourth successional teeth. Nine hatchling teeth of acrodon implantation are preserved alternating in size, as seen in most inclusive rhynchocephalians. The form varies from the triangular to the cylindrical shape. The four posterior hatchling teeth display on its labial face a slight curvature ventrally projected (Fig. 4K). The first anterior hatchling tooth is strongly worn out, and in general the anterior teeth have the highest degree of wear, with conspicuous labial wear facets. The degree of wear decreases posteriorly (Fig. 3). Nevertheless, the change of the crown shape, from triangular to cylindrical, can also be an artefact of the wear itself. The cross-section of the hatchling teeth is ovoid, labiolingually compressed, which may be also an effect of lateral wear. Based on the  $\mu$ CT images, the pulp cavity appears to have the same form.

The additional teeth, in number of six, exhibits acrodon and are the largest teeth of the dentary. A peculiarity of CAPP/UFMS 0226 is the alternating sizes of the additional teeth, similar to the pattern seen in the maxillary of *Sphenodon* (Fig. 3, 4). In this taxon, the first additional teeth to appear, present alternating sizes, and is observed during the stage T2 (see Ontogenetic consideration). In subsequent stages the new additional teeth do not present alternating sizes, therefore in juveniles and adult the observable pattern consists in only the anterior additional teeth having alternating sizes (around A1-A4); in the posterior to these, the sizes are the same (see Robinson 1976: figures 2, 3). The apex of the additional teeth, as well as the posterior hatchling teeth, display on its labial face a slight and ventrally projected curvature (Fig. 4J, K). The pulp cavity of the additional teeth tends to be circular.

The additional teeth A1, A3, and A5 show a D-shape in labial view, with an anterolateral flange, being these characteristics more marked in A5 (Fig. 3). This difference could be the result of more intense wear in A1 and A3 than in A5. The teeth A3 and A4 have a triangular shape and the A6 has a conical shape in labial view. All additional teeth have a smooth crown. The base of the crown exhibits a thickening. It is ruled out that this thickening can be some kind of ankylosis because in the  $\mu$ CT images it cannot be seen the difference in density between this thickening and the tooth itself (Fig. 3A, B, 4D, E, K). In cross-section the base of A1, A3, and A5 is nearly circular, and the flanges have the appearance of a protuberance (Fig. 4A, F). In the A2 and A4 this protuberance is absent or almost imperceptible, then in cross-section the base of these teeth is circular and in A6 is totally circular (Fig. 4F). The gap between A6 and the coronoid process is very short, and possibly due to the more medial position of this tooth, it could represent a newly erupted tooth.

In the last four hatchling teeth and in the additional teeth is possible to observe the enamel, which is thicker in the additional teeth (Fig. 3A, D).

The alveolar canal runs medially through the dentary below the tooth row, and dorsolateral to the Meckelian canal. This alveolar canal bifurcates dorsomedially in the posterior region (Fig. 5). Possibly, the identified 'cavity' in immature specimens of *Rebbanasaurus jaini* by Evans *et al.* (2001) in fact represents the bifurcation of the alveolar canal. It is justified by the suit that the cross section of the dentary CAPP/UFMS 0226, at the level of A6 (Fig. 4E), exhibits two 'canal' or 'cavities', as in the case shown by Evans *et al.* (2001), but at the level of A5 these two 'cavities' come together (Fig. 4D). In the transversal and the sagittal sections, this bifurcation is more evident (Fig. 5). And possibly, like Evans *et al.* (2001) observed for this 'cavity' of the alveolar canal, it should be filled in mature animals. Laterally, the alveolar canal runs out through of dentary foramen. Also, there is a foramen with connection to the Meckelian canal. In addition to it, there are other very small 'canals' connecting with the pulp cavity of hatchling teeth, and between of the pulp cavity of the remaining teeth (Fig. 5).

The condition of having pleurodont implantation anteriorly (successional teeth), but acrodon implantation posteriorly (hatchling and additional teeth) seen in CAPP/UFMS 0226 (Figs 4A, C, D, K) (*sensu* Edmund 1969 in revision

of Jenkins *et al.* 2017: see figure 1) is common in some Triassic rhynchocephalians (e.g., *Diphydontosaurus*, ‘Vellberg Jaws’ (cf. *Diphydontosaurus*), *Whitakersaurus* and possibly *Planocephalosaurus*; Jenkins *et al.* 2017; Fraser & Shelton 1988; Heckert *et al.* 2008). This pattern also resembles the agamid mode of pleurodony (Jenkins *et al.* 2017).

Although CAPP/UFMSM 0226 shares some characteristics with non-sphenodontians (i.e., *Gephyrosaurus* and *Diphydontosaurus*), such as a slender dentary with a straight ventral margin, presence of the two types of dental implantation (pleurodont in the anterior region and acrodont in the posterior region of dentary; although this feature is common in other Triassic taxa), it differs from these taxa in possessing a regionalization of the dentition (successional, hatchling and additional teeth), growth of secondary bone, and the presence of flanges on teeth crowns.

CAPP/UFMSM 0226 differs from *Planocephalosaurus* in the shape of teeth, once in the former the successional teeth are more columnar, and the other teeth have an isosceles triangle shape and in *Planocephalosaurus* they tend to an equilateral triangle (more pyramidal) shape, but not as marked as in *Clevosaurus*. With respect to the coronoid process, this is higher in *Planocephalosaurus* than in CAPP/UFMSM 0226. It differs also from the specimens attributed to juveniles stages of *Clevosaurus hudsoni* (see Fraser 1988), because its hatchling teeth do not have anterior and posterior flanges forming a ‘sharp razor-like structure’. We observed that the additional teeth of CAPP/UFMSM 0226 tend to have an isosceles triangle shape (and D-like shape), whereas in juveniles of *Clevosaurus brasiliensis* (e.g., UFRGS-PV-0613-T; UFRGS-PV-0972-T) they tend to have an equilateral triangle (more pyramidal) shape. Otherwise, CAPP/UFMSM 0226 has conspicuous anterolateral flanges, poorly developed and/or absent in *Cl. brasiliensis*.

CAPP/UFMSM 0226 differs from the Gondwanan non-sphenodontians in lacking a diastema between successional and hatchling teeth and the ornamentation on tooth crowns. With respect to the Indian taxa (*Rebbanasaurus* and *Godavarisaurus*), CAPP/UFMSM 0226 is different because it lacks the notch that divides the symphysis and the tooth series, in anterior view. It is important to note that the absence of caniniforms could be related to the ontogenetic state of CAPP/UFMSM 0226, as happens in *Cynosphenodon*, in

which the juveniles do not have any caniniform teeth, but the adults do (Reynoso 2003).

**Phylogenetic analysis.** The Maximum Parsimony analysis produced 273 most parsimonious trees (MPTs) of 273 steps (consistency index = 0.385; retention index = 0.695). The topology of the consensus tree is partially congruent with that obtained by Herrera-Flores *et al.* (2018), and it mainly differs in that the clade Neosphenodontia was not recovered and consequently a polytomy into the Eusphenodontia was formed. However, other clades were resolved, as in Herrera-Flores *et al.* (2018) and other contributions (e.g. Apesteguía *et al.* 2014; Hsiou *et al.* 2015). Another difference is the position of *Rebbanasaurus*. It is placed as the sister-group of ‘Gondwanan clade’ (*sensu* Apesteguía *et al.* 2012), that include *Godavarisaurus* and *Sphenocondor*, whereas Herrera-Flores *et al.* (2018) recovered *Rebbanasaurus* within a polytomy with *Pelecymala*, the ‘Gondwanan clade’ and Eusphenodontia.

In all MPTs, *Lanceirosphenodon ferigoloi* is nested within Eusphenodontia, forming a tricotomy with the genus *Polysphenodon* and the clade ‘Clevosauridae’ plus Neosphenodontia. The taxon *Pelecymala* is apparently a rouge taxon, because in some trees it is recovered as the sister taxon of Eusphenodontia (position also recovered in the analysis of Herrera-Flores *et al.* 2018) whereas in others it is nested into the pleurosaurid clade.

In the consensus tree, a polytomy was generate among *Lanceirosphenodon*, *Polysphenodon*, *Pelecymala*, *Pleurosaurus goldfussi*, *Pl. ginsburgi*, *Palaeopleurosaurus*, and the clades homeosaurids, sapheosaurs, Ophistodontia and clevosaurids. The inner relationships of the clevosaurids clade are not resolved, as also occurs within Sphenodontinae, among *Derasmosaurus*, *Oenosaurus*, *Zapatadon* and *Ankylosphenodon* (Fig. S1).

The clade Eusphenodontia is supported by two synapomorphies: shape of posterior end of the maxilla, dorsoventrally broad (character 8: 0→1), and absent of striation in successional teeth of the dentary (character 65: 0→1). *Lanceirosphenodon* bears two autapomorphies: a mentonian process well-developed and pointed (character 33: 1→2); and marginal dental implantation with degree of posterior acrodonty (character 42: 2→1).

The interPCR protocol identified *Deramosaurus* and *Pelecymala* as unstable taxa. When pruning *Deramosaurus* one additional node is formed, and when *Pelecymala* is pruning, seven additional nodes are formed (Fig 6 and S2). After pruned these taxa, the new analysis has produced 34 most MPTs of 268 steps (consistency index = 0.396; retention index = 0.708). The topology of the consensus tree is congruent with that obtained by Herrera-Flores *et al.* (2018), and slightly differs in a few details. That is, *Rebbanasaurus* is again placed as the sister-taxon of the 'Gondwanan clade' (*sensu* Apesteguía *et al.* 2012), and the relationships among *Oenosaurus*, *Zapatadon* and *Ankylosphenodon* are resolved, when removing *Deramosaurus*.

The clade Eusphenodontia is supported by five synapomorphies: shape of posterior end of maxilla, dorsoventrally broad (character 8: 0→1); marginal teeth with lateral and/or wear facet (character 46: 0→1); general organization in adults of premaxillary teeth, merged into a chisel-like structure (character 49: 0→1); a single row plus one isolated tooth in palatine (character 52: 0→1) and absent striation in successional teeth of dentary (character 65: 0→1).

As already recovered in other phylogenetic analyses, the consensus tree shows *Gephyrosaurus*, *Diphydontosaurus*, *Planocephalosaurus*, and *Rebbanasaurus*, with *Godavarisaurus* and *Sphenocondor*, the Gondwanan clade (*sensu* Apesteguía *et al.* 2012), as successively closer sister-groups to the Eusphenodontia. Also, main previously recognized groups into Rhynchocephalia were consistently recovered, including: Sphenodontia (*sensu* Benton 1985); Eusphenodontia; clevosaurids (or Clevosauridae); Neosphenodontia; homoeosaurids; pleurosaurids; sapsaurids; Opisthodontia; Eliodontinae; Sphenodontinae (with the same composition obtained by Herrera-Flores *et al.* 2018).

In general, the decay indexes of the nodes into the trees are low, between 1 and 2, with exception of the Sphenodontia (4). However, these types of indexes have been common and constant in the different resulting topologies within Rhynchocephalia (e.g. Apesteguía *et al.* 2012, 2014; Bover & Norell 2017; Herrera-Flores *et al.* 2018). Support values are low in both topologies, a pattern that has been repeated in other analyses (e.g. Apesteguía *et al.* 2012, 2014; Herrera-Flores *et al.* 2018). Nevertheless, certain nodes are maintained in the different analyses carried out so far. The low support values may be related

to the large amount of missing data, as has already been observed by Ezcurra *et al.* (2014), who mention 'that taxa with high amounts of missing data may reduce node support values not as a result of a real low robustness of the node, but because of ambiguous optimizations generated by unknown character states'. The data set here analysed, for a total of 49 taxa, has 16 (32.65%) taxa with a 0-25% of missing data, eight (16.33%) taxa with 26-50% of missing data, 22 (44.90) taxa with 51-75% of missing data, and three (6.12%) taxa with more than 75% of missing data. In relation to the 73 characters used in the data set, 11 (15%) characters have 0-25% of missing data, 39 (53%) characters have 26-50%, 22 (30%) characters have 51-75% of missing data, and one (1.37%) has more than 76% of missing data. In addition to the amount of the missing data, also the total number of characters in the data set can affect the Bootstrap value (Soltis & Soltis 2003). Thus Bootstrap value decrease with the addition of characters that behave in one of the following ways: characters that are compatible with but not informative for that node; characters that are autapomorphies; invariant characters; or additional characters do not contradict the characters that support the clade (Soltis & Soltis 2003).

Finally, it is important to note that *Lanceirosphenodon* was recovered into the Eusphenodontia in both topologies, independently of the low Bremer support values.

## Discussion

### Phylogenetic consideration

The new taxon here presented, *Lanceirosphenodon ferigoloi*, exhibits a mosaic of features considered 'typical' of non-eusphenodontian rhynchocephalians, along with others reported in the Eusphenodontia clade. Common features shared with non-eusphenodontian rhynchocephalians include: slender dentary with a straight ventral margin, presence of the two types of dental implantation (pleurodont in the anterior region and acrodont in the posterior region of dentary; i.e., pleuroacrodonty). Also, shared with *Gephyrosaurus* and *Diphydontosaurus* is the presence of a pronounced post-symphyseal lamina. Additionally, the anterior end of the Meckelian canal angles downwards, running between of the post-symphyseal lamina, and it is continuous with a small

groove over the symphyseal facet. However, these latter features are also seen in *Cynosphenodon* and *Sphenovipera*, members of the Neosphenodontia clade.

Among the features of *Lanceirosphenodon* shared with eusphenodontians, we can detail the following ones: regionalization of dentition with successional, hatchling, and additional teeth; flanges in the teeth; growth of secondary bone; marginal teeth with lateral and/or wear facet. Compounding these, the autopomorphies of *Lanceirosphenodon* are: (i) Mentonian process well-developed and pointed. This trait is also present in *Cynosphenodon*, *Theretairus* and *Sphenovipera*, taxa that are placed within Neosphenodontia. Therefore it is a homoplastic trait indicating that it appeared at least twice times in the clades. (ii) The presence of marginal dental implantation with degree of posterior acrodonty. It is shared with *Diphydontosaurus* and *Planocephalosaurus*, both non-eusphenodontians. Therefore, this synapomorphy is also a homoplastic trait that in this case could be the product of the re-acquisition of this character.

It is possible that the mixture of plesiomorphic and apomorphic features of *Lanceirosphenodon* had placed it into a trichotomy at the base of Eusphenodontia. As such, a trichotomy can be the result of two phenomena: (i) it is an artefact of a very rapid radiation of the group, or (ii) it is the product of lack of information to resolve the relationships among them. This latter hypothesis could be supported by the large amount of missing data into the data matrix. Within this context we could expect that *Lanceirosphenodon* is the sister-taxon of Eusphenodontia or it is really its member.

In sense of exploring the relationships among *Polysphenodon*, *Lanceirosphenodon* and the clade formed by clevosaurus + Neosphenodontia, we run two new analyses: one without *Lanceirosphenodon* and other without *Polysphenodon*. In the first analysis, the consensus tree formed a polytomy into Eusphenodontia, similar to the original analysis, and the solely synapomorphy for this clade is the character 8: 0→1. When applied the interPCR protocol, two taxa (*Deramosaurus* and *Pelecylama*) were pruned, and in the new topology *Polysphenodon* was placed as the sister-taxon of the clade clevosaurus + Neosphenodontia; the synapomorphies of Eusphenodontia are character 8: 0→1; character 46: 0→1; character 49: 0→1 and character 52: 0→1. In the second analysis, without *Polysphenodon*, the consensus tree showed

*Lanceirosphenodon* as the sister-taxon of clevosaur + Neosphenodontia, and the synapomorphies are character 46: 0→1 and character 65: 0→1.

In addition, we observe that the same 23 characters between *Polysphenodon* and *Lanceirosphenodon* are scored with '?', only four characters are scored equal (characters 43, 44, 46, 47), and only one character is scored different (character 42: marginal dental implantation, type). The others 45 characters are missing data for *Lanceirosphenodon* and scored for *Polysphenodon*. We suggest that *Polysphenodon* and *Lanceirosphenodon* are different taxa because the character 42 is scored different and this state of character is an autapomorphy of *Lanceirosphenodon*. Besides, *Polysphenodon* has the last additional teeth of the jaw more elongated anteroposteriorly, suggesting probably they have a posterolingual flange, different from *Lanceirosphenodon* that has teeth with an anterolateral flange.

Finally, the synapomorphies found in the analysis of Herrera-Flores *et al.* (2018) for Eusphenodontia are: (i) marginal teeth with lateral and/or wear facet; (ii) general organization in adults of premaxillary teeth, merged into a chisel-like structure; and, (iii) a single row plus one isolated tooth in palatine. They correspond respectively to character 46: 0→1; character 49: 0→1; and character 52: 0→1 of our analysis. These synapomorphies are the same we found in our analysis after interPCR protocol. However, in our analysis we found two more synapomorphies for Eusphenodontia: character 8: 0→1 and character 65: 0→1. Of these five synapomorphies, four are present in *Polysphenodon* (ch. 8: 0→1; ch. 46: 0→1; ch. 49: 0→1; ch. 52: 0→1), and only two in *Lanceirosphenodon* (ch. 46: 0→1; ch. 65: 0→1). In all analyses (including those of Herrera-Flores *et al.* 2018), the character-state 45 is a synapomorphy of the clade Eusphenodontia.

Therefore, we consider that *Lanceirosphenodon* is a member of Eusphenodontia that is not related to the lineage of robust-built clevosaur forms and other neosphenodontians. At same time, *Lanceirosphenodon* preserves some features that are 'typical' of non-eusphenodontians. Such mosaic of features is possibly the main cause for obtaining a trichotomy, in addition to the large amount of missing information to resolve the phylogenetic relationships, principally between *Lanceirosphenodon* and *Polysphenodon*. Based on the analyses performed here, we can propose two more synapomorphies for the

Eusphenodontia clade: shape of the posterior end of maxilla, dorsoventrally broad (character 8: 0→1), and absence of striation in successional dentary teeth (character 65: 0→1).

It is interesting to note that *Polysphenodon* is placed outside the clevosaur clade in all the analyses, a result also obtained by Herrera-Flores *et al.* (2018), suggesting that the definition of the clade Clevosauridae (sensu Bonaparte & Sues 2006 and Hsiou *et al.* 2015) should be reviewed, because it includes *Polysphenodon*. In this sense, Clevosauridae (sensu Bonaparte & Sues 2006) would become a non-monophyletic group. In addition, we prefer the use of 'Clevosaurs' and not 'Clevosauridae' because the latter can generate confusion when understood as a family category and not a clade.

### **Ontogenetic consideration**

The majority of the rhynchocephalian fossil record consists of complete and fragmented lower jaws, as well as few preserved skulls (e.g., Reynoso 2003), being mostly belonging to adult individuals. However, several taxa include juvenile and sub-adults associated, as: *Clevosaurus hudsoni* (Fraser 1988), *Pamizinsaurus tlayuaensis* (Reynoso 1997), *Cynosphenodon huizachalensis* (Reynoso 2003), *Zapatodon ejidoensis* (Reynoso & Clark 2005), and *Cl. brasiliensis* (Bonaparte & Sues 2006; Arantes *et al.* 2009; Romo de Vivar & Soares 2015). Nevertheless, besides some brief notes (e.g., Fraser 1988; Reynoso 1996), only two papers deal with ontogenetic development in fossil rhynchocephalians, especially based on the dentary of: *Cy. huizachalensis* (Reynoso 2003) and *Cl. brasiliensis* (Romo de Vivar & Soares 2015). On the other hand, the knowledge about the ontogenetic development in *Sphenodon* is well documented (e.g., Dendy 1899; Harrison 1901a, b; Howes & Swinerton 1901; Robinson 1976).

It has been observed differences in the type of dental implantation along to the ontogeny of some members of Rhynchocephalia, such is the case of *Diphydontosaurus* (Whiteside 1986). In this taxon, the dentition changes from pleuroacrodont implantation to a predominantly acrodont implantation during ontogeny. Pleuroacrodonty occurs in the first embryonic stages, strongly suggesting that acrodont teeth derived from a pleuroacrodont emplacement during ontogeny. In addition, this suggests that in rhynchocephalians the acrodonty

derived phylogenetically from a pleurodont condition (Whiteside 1986; Whiteside *et al.* 2017). With the current available data, this hypothesis seems to be correct because only 'basal taxa' have a dentition with pleurodont or pleuroacrodont implantation, whereas least inclusive taxa only have acrodont implantation. Based on these facts, one might ask whether the character-states we have observed in the unique specimen of *Lanceirosphenodon* (CAPPA/UFSM 0226) are related more to an ontogenetic stage than to an 'immutable' character of the taxon. Only the discovery of new specimens can bring clarification on this topic.

The type of dental implantation, anterior weakly pleurodont and posteriorly acrodont, that we consider here as pleuroacrodont was only observable through  $\mu$ CT images. Without this tool, the pleuroacrodont condition of *Lanceirosphenodon* could not have been described. After this experience, we agree on the importance of doing a reevaluation of the rhynchocephalian implantation types, as already indicated by Jenkins (2017), since some taxa considered being superficially acrodonts may have another type of dental implantation, like pleurodont or pleuroacrodont (Jenkins 2017). Also, as observed by other authors (e.g., Whiteside & Duffin 2017; Whiteside *et al.* 2017), there are variations in Rhynchocephalia within the types of dental implantation considered pleurodont, acrodont or pleuroacrodont. For example, in some pleurodont type implantations, there are pits while in others there are not, or in some cases they are well 'lying down' on the lingual facet of the labial side of dentary (or maxilla) while in others this condition is weak developed. The same occurs for some acrodont conditions, in which there are different degrees of ankylosis or in those dentitions that resemble a dental battery, as in *Ankilosphenodon* or *Onorenosaurus*, which cannot be comparable to the acrodont implantation present in clevosaurus (e.g. Jenkins 2017; Whiteside & Duffin 2017). Considering that the evolution of the types of dental implantation into Rhynchocephalia is an important feature with direct implications for its diversification, new image techniques should furnish considerable new information about the implantation pattern of the already described taxa (and new ones). Such modifications should produce substantial changes in the configuration of the data matrices, and consequently in the obtained phylogenetic hypotheses. While it is not trivial to assign an ontogenetic stage

the fossil material of rhynchocephalians, and in general it is done based on the ontogeny of *Sphenodon* (e.g., Robinson 1976; Harrison 1901a, b) in which the initial embryonic stage are denominated with the letters C-S, and advance embryonic stage with the letters Q, R and S. Already the neonates and juveniles are represented with the letter T, having four stage, T1 (few weeks), T2 and T3 (few months), and T4 (juveniles), after T would come subadults, adults and mature adults (Dendy, 1899; Howes & Swimerton 1901; Robinson 1976; Reynoso 2003). The comparisons with ontogeny of *Sphenodon* should be treated with caution, as already pointed out by Apesteguía *et al.* (2012). We considered that *Lanceirosphenodon* CAPPA/UFSM 0226 could represent an individual between the ontogenetic stages T2 and T3 (both correspond to organism with few months) proposed for *Sphenodon* by Robinson (1976) since it presents the following features: (i) the relative size of the latter two posterior successional teeth seem more developed than those observed in *Sphenodon* between stage T3-T4 (Robinson 1976), and in the *Cynosphenodon* specimen IGM 669 (stage S) and mainly IGM 668 (stage T3-T4); (ii) the large number of hatchling teeth, with lateral wear and little occlusal wear is compatible with that shown for T2-T3 stages illustrated by Robinson (1976); (iii) the presence of a considerable number of additional teeth but no larger than the number of hatchling teeth is a condition similar to the stage T3 of Robinson (1976), although *Lanceirosphenodon* presents more additional teeth than *Sphenocondor*, considered between T3 and T4. The hatchling teeth of *Sphenocondor* have more degree of wear than *Lanceirosphenodon*, and the less wear in the latter could suggest the presence of more additional teeth than in the *Sphenocondor*. If the dental development of the *Lanceirosphenodon* dentary happened in the same mode of the *Sphenodon* maxillary, thus, the presence of four additional teeth (of six in total), with alternated sizes, may indicate that *Lanceirosphenodon* was at least in the stage T2 at the time of its death. However, due to the presence of two teeth apparently without such alternation of size it could be a little older, fitted to the stage T3 of Robinson (1976); (iv) finally, the poor growth of secondary bone in the anterior region is very similar to the pattern observed in the specimen IGM 668 (T3-T4) of *Cynosphenodon*. Thus we discard the holotype of *Lanceirosphenodon* could correspond to an organism in stage T1 due to the presence of additional teeth,

and we also discard it could be an individual in stage T4 by the presence of hatchling teeth in considerable number and little occlusal wear, although it is smaller in size than the specimen (T2?) of *Pamizaurus* and the specimens IGM 668 (T3-T4) and IGM 669 (S) of *Cynosphenodon*. It should be noted that we considered that the first four anterior teeth are successional teeth and not anterior hatchling teeth mainly because they present a larger base, they are taller in lateral view, they tend to have more cylindrical shape, and there is no evidence of strong wear. However, in the case of *Cynosphenodon* (specimen IGM 668) it has been considered the presence of two anterior hatchling teeth followed posteriorly by two successional teeth, being the most posterior one considered as caniniform. On the other hand, in the dentary of *Sphenodon* in the stage T3 the anterior hatchling teeth begin to be replaced by the successional teeth and in the stage T4 that the caniniform is already developed as such. Nonetheless, in *Sphenocondor*, which has been estimated between stages T2-T3, the first three (probably four) anterior teeth are considered as successional teeth, but in *Sphenodon* it is during stage T2 that the maxillary anterior hatchling teeth begin to be replaced by the successional teeth. While based on the characteristics mentioned above, as well as the comparison with other fossil taxa, and the different ontogenetic stages of *Sphenodon*, we opted to describe the four anterior teeth as successional teeth, as an alternative hypothesis we could think that the two anterior teeth would be even an anterior hatchling teeth and the two next would be the first successional teeth.

Other characteristics that indicate that the *Lanceirosphenodon* CAPP/UFMS 0226 is early juvenile T2-T3 organism are related to the alveolar canal. One of these features is observed in the posterior region, where the alveolar canal appears to be bifurcated while in cross-section it is observed as having two channels or cavities: (i) the alveolar canal and (ii) the 'cavity' (*sensu* Evans *et al.* 2001). The 'cavity' in mature organisms is filled and it is not observable (Evans *et al.* 2001). Reinforcing this idea, Dosedělová *et al.* (2016) reported that the alveolar canal ('dental cavity') is filled during ontogeny in chameleons. In the case of CAPP/UFMS 0226, this cavity is empty and well observable in the posterior region (Figure 5), typical feature of neonates or juvenile organisms. However, it is necessary to do a reevaluation of others dentaries of rhynchocephalians to test if the alveolar canal and the cavity are

effectively the same structure, being the 'cavity' a bifurcation of the alveolar canal, or if they are different structures, and to establish their changes along ontogeny.

Another feature that indicates that the exemplar CAPP/UFMS 0226 is a neonate or a juvenile organism is the presence of channels that connect the pulp cavities of the teeth each other (Fig. 5). This trait has been reported in juvenile organisms of *Chameleon* that also present an acrodont dentition (Dosedělová *et al.* 2016), and in *Sphenodon* (Kieser *et al.* 2009); although there is no mention if it is related to ontogeny.

It is important to mention that even CAPP/UFMS 0226 being an organism in ontogenetic stage T2-T3, there is a set of features that could not be evaluated for it, such as the presence of 'caniniform' tooth, that develops in the stage T4, as well as the degree of development of the mentonian process, which is as well developed as in the specimen IGM 6658 (T3-T4) of *Cynosphenodon* (genus in which adults have a high degree of development of the mentonian process). Notwithstanding, the well-developed mentonian process with a protruding tip of *Lanceirosphenodon* is similar in development and form to that of *Theretairus*, which is an adult animal. Consequently, this feature developed well early in the ontogeny of *Lanceirosphenodon* and is considered an autapomorphy.

Finally, as already discussed, the possibility of changing the type of dental implantation along to the ontogeny, as well as the presence of the three dental series in adult organisms and the number of teeth in each series, are traits relevant for phylogenetic analysis.

Consequently, the phylogenetic analyses we performed (plus all other analysis already done) includes a mixture of individuals from different ontogenetic stages: as for example the genera *Sphenocondor*, *Pamizaurus* and *Lanceirosphenodon*, only known by immature specimens, along with adult organisms, and a few known as both adult and immature stages. Although this mixture is not recommended in phylogenetic analyses, it was the only way until now considering that several taxa are only based on their holotypes. Nevertheless, *Lanceirosphenodon* exhibits a set of diagnostic features that distinguish it from all other known rhynchocephalians.

### **Diversity and abundance of rhynchocephalians in the *Riograndia* AZ**

The *Riograndia* Assemblage Zone (AZ, Candelária Sequence, Santa Maria Supersequence; Zeffass *et al.* 2003; Soares *et al.* 2011; Horn *et al.* 2014) is particularly known among other Brazilian Triassic AZs by the great diversity of small-sized animals (not reaching the size of a current rat), including a basal lepidosauromorph (*Cargninia enigmatica*; Bonaparte *et al.* 2010), a procolophonian (*Soturnia caliodon*; Cisneros & Schultz 2003), a sphenodontian (*Clevosaurus brasiliensis*; Bonaparte & Sues 2006), an archosaur of uncertain affinities (*Faxinalipterus minima*; Bonaparte *et al.* 2010; Soares *et al.* 2013), and several probainognathian cynodonts (e.g., *Brasilodon quadrangularis*, *Brasilitherium riograndensis*, *Minicynodon maieri*, *Riograndia guaibensis*, *Irajatherium hernandezii*; Bonaparte *et al.* 2001, 2003, 2005, 2012; Martinelli *et al.* 2005; Soares *et al.* 2011; Oliveira *et al.* 2011). This assemblage of small-sized species is mainly restricted to two sites: Linha São Luiz in Faxinal do Soturno county, and Sesmaria do Pinhal in Candelária county (Rio Grande do Sul State), both distanced about 85 km. Other medium-to-large sized faunal components are known from the *Riograndia* AZ, yielded in these mentioned sites (e.g., the dinosaur *Guaibasaurus candelariensis*; Bonaparte *et al.* 1999) or closely located ones (e.g., Cerro Botucaraí, Candelária), including the dicynodont *Jachaleria candelariensis*, dinosaurs and phytosaurs (e.g., Araújo & Gonzaga 1981; Kischlat & Lucas 2003; Bittencourt *et al.* 2012; Pinheiro 2016), as well as in other regions (e.g., Agudo and São Martinho da Serra; Leal *et al.* 2004; Ferigolo & Langer 2007; Müller *et al.* 2015). The discovery of the rhynchocephalian *Lanceirosphenodon ferigoloi* from Linha São Luiz outcrop enlarges the diversity of small-sized animals in the *Riograndia* AZ. However, it is only based on its holotype specimen. Conspicuously, *Clevosaurus brasiliensis* is the most abundant taxon in both sites with small-sized animals. After the discovery of these sites, main publications have dealt with cynodonts (e.g., Bonaparte *et al.* 2001, 2003, 2005, 2010, 2012; Martinelli *et al.* 2005; Martinelli & Bonaparte 2011; Oliveira *et al.* 2011; Soares *et al.* 2011), giving the impression that it was the most abundant (and diverse) group. Because of this, Martínez *et al.* (2015) concluded that cynodonts had predominance (~70%) over other faunal components in the Linha São Luiz site. Consequently, the authors mentioned that the Brazilian site differs conspicuously to the Late Triassic

faunal association of Quebrada del Barro Formation (San Juan Province, Argentina), in which sphenodonts specimens are predominant elements. In order to address this issue, we analyze the main collection of small-sized animals from Linha São Luiz and Sesmaria do Pinhal outcrops, housed at the UFRGS (Porto Alegre). These specimens were collected and prepared since 2000, and represent a significant sample of the faunal composition of both sites. From a total of 180 specimens (179 from the UFRGS collection plus the holotype of *Lanceirosphenodon* from CAPPA-UFSM; not including still unprepared specimens) the percentage of specimens from each taxon is as follows: 51.70% *Clevosaurus brasiliensis*; 0.55% *Lanceirosphenodon*; 39.45% cynodonts (17.2% *Riograndia*; 16.70% brasilodontids *Brasilodon-Brasilitherium-Minicynodon*; 5,55% *Irajatherium*); 3.30% archosaurs (*Faxinalipteus*, *Guaibasaurus* and Archosauria indet.); 2.80% lepidosauromorphs (*Cargninia* and Lepidosauromorpha indet.); and 2.20% procolophonians (*Soturnia*) (Fig. 7). This results in a predominance of sphenodonts over cynodonts and other faunal components. As such, at least in the predominance of sphenodonts, this is a trait shared with the faunal association of Quebrada del Barro Formation in Argentina. This preliminary analysis reveals that *Clevosaurus brasiliensis* is the most abundant taxon in both sites from the *Riograndia* AZ but sphenodonts (*Cl. brasiliensis* and *Lanceirosphenodon*) are not as diverse as the probainognathian cynodonts represented by five taxa (possibly three taxa if *Brasilodon*, *Brasilitherium* and *Minicynodon* are merged in a single taxon; Liu & Olsen 2010; Martinelli & Bonaparte 2011).

### ***Lanceirosphenodon ferigoloi* and the early diversity of rhynchocephalians**

Until now, *Sphenotitan layesi* (Argentina) and *Clevosaurus brasiliensis* (Brazil) were the only Gondwanic Triassic taxa. They are eusphenodontian forms, mainly characterized by their robust skulls (although *Cl. brasiliensis* is a small-sized animal), and are the most abundant components of their respective faunal associations. The three non-sphenodontian forms known to date for Gondwana are all from the Jurassic: the Indian genera *Godavarisaurus* and *Rebbaanasaurus* (Kota Formation, Toarcian; Evans *et al.* 2001), and the Argentine genus *Sphenocondor* (Asfalto Formation, Callovian-Oxfordian; Apesteguía *et al.* 2012) (Fig. 6, 8 and Table1).

In general for the South American Triassic, the ratio of relative abundance of *Clevosaurus brasiliensis* and *Sphenotitan layesi* is higher when compared to that of non-eusphenodontian taxa and/or more slender built forms, which are less frequent (for example, *L. ferigoloi*). This also happens in some localities of the northern hemisphere, such as in United Kingdom, in where the genus *Clevosaurus* is more abundant and relatively more diverse than slender non-eusphenodontian forms, like *Diphydontosaurus* and *Gephyrosaurus* (Fig. 6, 8). Although, there are some punctual localities from United Kingdom where the opposite happens (Klein *et al.* 2015; Keeble *et al.* 2018), when the total of localities is considered, the relative abundance of *Clevosaurus* is still greater. The scarcity of non-eusphenodontians and slender forms during the Triassic in Gondwana, and in general in the world, may be related to the fact that non-eusphenodontian forms tend to be small-sized and slender built. Consequently, not necessarily the relative abundance in each faunistic association of each outcrop is reflecting the abundance of the biocenosis, but should be more closely related to taphonomic processes.

The presence of the three eusphenodontian taxa in the Gondwana Triassic, *Clevosaurus brasiliensis* and *Sphenotitan layesi*, whose taxonomic groups to which they belong (clevosaurs and Opisthodontia are also found in Laurasia, together with the new basal eusphenodontian *Lanceirosphenodon ferigoloi*, indicate that: (i) the Rhynchocephalia group had an early diversification with an explosion of morphological disparity, with a series that split among non-eusphenodontian forms and *Lanceirosphenodon*, *Polysphenodon* and clevorsaur (the latter as it had already been observed by Apesteguía *et al.* 2012); (ii) followed quickly by a second split within the Eusphenodontia, which led the divergence between the Sphenodontines and the Ophisthians into the Neosphenodontia, by the Norian (Martínez *et al.* 2013). Taking into account that the 'Vellberg Jaw' cf. *Diphydontosaurus* is of Ladinian age, we agree with the hypothesis that a radiation of non-eusphenodontian forms took place between the end of the Early Triassic and the beginning of the Middle Triassic, from which some forms gave origin to the eusphenodontian clade, and other non-eusphenodontian forms continued their lineages apart. As a consequence, this can explain the contemporaneity of non-eusphenodontians with basal eusphenodontians.

A radiation of non-eusphenodontian forms during Early Triassic is compatible with the hypothesis of the origin of Rhynchocephalia before to the Permo-Triassic extinction what is reinforced by the proposal of the Simões *et al.* (2018) that pointed out the origin of Squamata by this time interval.

During the past, Rhynchocephalia exhibited a great diversity, which is evidenced by the variety of body shapes, sizes, habits and diets (Jones 2008, 2009; Evans & Jones 2010). With respect to the size, independent of the holotype CAPP/UFMS 0226 being neonate (stage T2-T3), *Lanceirosphenodon* has a small size when compared to other specimens belonging to other genera of similar ontogenetic stages, even smaller than *Pamizaurus* (see table 4). Regardless the appearance of being the smaller rhynchocephalian, with the dentary less than 30 mm in length, *Lanceirosphenodon* fits in the trends of the size evolution of the clade (Apesteguía & Carballido 2014: figure 7). On the other hand, the dentition of *Lanceirosphenodon* suggests an insectivorous diet, similar to other basal taxa or individuals ontogenetically immature of more derived taxa that also are linked to this type of diet. This latter is well supported for some taxa like *Sphenodon* and *Clevosaurus*, which become omnivorous in adult stages (Fraser 1988; Jones 2008; Meloro & Jones 2012; Romo de Vivar & Soares 2015). The diet of *Lanceirosphenodon* is inferred by the shape of the teeth that go from columnar to triangular, as well as based on the tooth dimension (mesiodistal length versus labiolingual width), which corresponds to the morphotype 'Pierce' (sensu Jones 2009) that is indicative of an insectivorous diet. As shown in the graphic (Fig. S3), the three teeth of *Lanceirosphenodon* plotted on the chart are positioned very close to the teeth of *Gephyrosaurus* and *Diphydontosaurs*, and slightly next to the *Planocephalosaurus* ones (Fig. S3) (Jones 2009).

All the evidence discussed above, together with the peculiar mosaic of non-eusphenodontian and eusphenodontian features present in *Lanceirosphenodon*, highlight the great diversity of the rhynchocephalians at the beginning of the clade diversification and place *Lanceirosphenodon* as a key taxon for the understanding of the different evolutionary trajectories among the group. Moreover, the Upper Triassic Linha São Luiz site from Southern Brazil continues to be a key location for the study of the early evolution of the Gondwanan rhynchocephalians.

## Conclusions

In this contribution we describe a new genus and species of Rhynchocephalia, nominated as *Lanceirosphenodon ferigoloi* (Fig. 9), based on a well-preserved lower jaw with dentition. This new taxon represents a basal Eusphenodontia, with a mosaic of plesiomorphic and apomorphic features. Ontogenetically, the holotype specimen CAPPA/UFSM 0226 is considered as an organism in stage T2-T3 of the ontogenetic series proposed by Robinson (1976) for *Sphenodon*, what should correspond to an organism of few months old. We infer an insectivorous diet for *Lanceirosphenodon* based on its dental shape. The presence of this new sphenodontian increases the known faunal diversity of the *Riograndia* AZ of the Brazilian Triassic. Both, this taxon and the Linha São Luiz site as a whole are primarily important to understand the early evolution of Rhynchocephalia in western Gondwana. Based on our results, the early explosion of diversification of Rhynchocephalia should have occurred around to the Early Triassic, giving rise to the main lineages of the group.

Likewise, it is recommended to make a revision of the significantly phylogenetic characters, as well as their respective character-states in the different available matrices, which would be a jointly work performed by different authors. On the one hand, there were errors in the matrices that may be related to inattention when coding the information, and which are perpetually reproduced because the wrongly encoded character states are not phylogenetically interesting. We also observe that too much emphasis has been given to characters principally those present in neosphenodontian taxa, and little attention to characters present in non-eusphenodontian taxa. Finally, it is important to review some characters that may be redundant, as well as to create new characters that help to better understand the relationships between the new discovered taxa.

## Acknowledgements

We are grateful to Tania Dutra, Ronaldo Barboni and the team of the Laboratório de História da Vida e da Terra/Museu de História Geológica do Rio Grande do Sul (LAVIGEAMHGeo) of the Universidade do Vale do Rio dos

Sinos (UNISINOS, São Leopoldo, Rio Grande do Sul State, Brazil) for discovering the specimen and to allow us its study. We are also indebted to Cesar L. Schultz (UFRGS) and Thiago Carlisbino for comments and discussions, to Luiz Flavio Lopes (UFRGS) for the photographs, and palaeoartist Jorge Luis Blanco for the life reconstruction of *Lanceirosphenodon ferigoloi*. This research was funded by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES, Brazil) to P.R.R., and the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Brazil) to AGM and MBS (Process numbers 150461/2017-8 and 312387/2016-4). Our special gratitude to Adolpho H. Augustin and Thaís Martinho of the Instituto do Petróleo e dos Recursos Naturais, PUCRS, for access to the  $\mu$ CT machine. We acknowledge the Willi Henning Society for the use of the software TNT. Thanks also to Dra. Montellano and Dr. Alvarado for providing photographs of the specimens of *Cynosphenodon* and to Felix Value for photographs of juvenile specimens of *Sphenodon*.

## Supplementary Material

Supplementary material is available online.

## References

- Alroy, J.** 2015. Online paleogeographic map generator. <http://fossilworks.org/cgi-bin/bridge.pl?action=mapForm>
- Apesteguía, S.** 2005. A late Campanian sphenodontid (Reptilia, Diapsida) from northern Patagonia. *Comptes Rendus Palevol*, **4**, (8), 663–669.
- Apesteguía, S. & Carballido, J. A.** 2014. New eilenodontine (Lepidosauria, Sphenodontidae) from the Lower Cretaceous of central Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **34**, (2), 303–317.
- Apesteguía, S. & Novas, F. N.** 2003. Large Cretaceous sphenodontian from Patagonia provides insight into lepidosaur evolution in Gondwana. *Nature*, **425**, 609–612.
- Apesteguía, S., Gómez, R. O. & Rougier, G. W.** 2012. A basal sphenodontian (Lepidosauria) from the Jurassic of Patagonia: new insights on the phylogeny and biogeography of Gondwanan rhynchocephalians. *Zoological journal of the Linnean Society*, **166**, 342–360.

- Apesteguía, S., Gómez, R. O. & Rougier, G. W.** 2014. The youngest South American rhynchocephalian, a survivor of the K/Pg extinction. *Proceeding of the Royal Society of London B*, **281**, 20140811.
- Augé, M.** 1997. A consideration of the phylogenetic significance of acrodonty. *Herpetological Journal*, **7**, 11–113.
- Arantes, B. A., Soares, B. M. & Schultz, C. L.** 2009. *Clevosaurus brasiliensis* (Lepidosauria, Sphenodontia) do Triássico Superior do Rio Grande do Sul: Anatomia pós-craniana e relações filogenéticas. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **12** (1), 199–210.
- Araújo, D. C. & Gonzaga, T. D.** 1980. Uma nova espécie de *Jachaleria* (Therapsida, Dicynodontia) do Triássico do Brasil. Pp. 159–174 in *Actas del II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. I Congreso Latinoamericano de Paleontología, Buenos Aires, 1980*.
- Benton, M. J.** 1985. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society, London*, **84**, 97-164.
- Bever, G. S. & Norell, M. A.** 2017. A new rhynchocephalian (Reptilia: Lepidosauria) from the Late Jurassic of Solnhofen (Germany) and the origin of the marine Pleurosauridae. *Royal Society Open Science*, **4**, 170570.
- Bolze, G. J., Martinelli, A. G., Paes Neto, V. & Soares, M. B.** 2015. Composição faunística da Zona de Assembleia de *Riograndia* (Triássico Superior) dos sítios Sesmaria do Pinhal 1 (Candelária) e Linha São Luiz (Faxinal do Soturno): análise preliminar. Pp. 4 in *Reunião Anual Regional da Sociedade Brasileira de Paleontologia, Paleo-RS, São Gabriel, Brasil, Resumos, 2015*.
- Bonaparte, J. F., Ferigolo, J. & Ribeiro, A. M.** 1999. A new Early Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande Do Sul State, Brazil. Pp. 89–109 in *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium*, Tomida, Y., Rich, T. H. and Vickers-Rich, P. (eds.).
- Bonaparte, J. F., Ferigolo, J. & Ribeiro, A. M.** 2001. A primitive Late Triassic “ictidosaur” from Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology*, **44**, 623–635.
- Bonaparte, J. F., Martinelli, A. G., Schultz, C. L., & Rubert, R.** 2003. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **5**, 5–27.
- Bonaparte, J. F., Martinelli, A. G., Schultz, C. L.** 2005. New information on *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) from the Late Triassic of southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **8**, 25–46.
- Bonaparte, J. F. & Sues, H. -D.** 2006. A new species of *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology*, **49**, (4), 917–923.

**Bonaparte, J. F., Schultz, C. L., Soares, M. B. & Martinelli, A. G.** 2010. La fauna local de Faxinal do Soturno, Triásico Tardío de Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **13**, (3), 233–246.

**Bonaparte, J. F., Soares, M. B., & Martinelli, A. G.** 2012. Discoveries in the Late Triassic of Brazil improve knowledge on the origin of mammals. *Historia Natural, Fundación Felix de Azara, Tercera Serie*, **2**, 5–30.

**Cisneros, J. C. & Schultz, C. L.** 2003. *Soturnia caliodon* n. g. n. sp., a procolophonid reptile from the upper Triassic of Southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* **227**, (3), 365–380.

**Dendy, A.** 1989. Outlines of the development of the Tuatara, *Sphenodon* (Hatteria) *punctatus*. *Quarterly Journal of Microscopical Sciences*, **42**, 1–72.

**Dosedelova, H., Stepankova, K., Zikmund, T., Lesot H., Kaiser, J., Novotný, K., Stembírek, J., Knotek, Z., Zahradníček, O. & Buchtova, M.** 2016. Age-related changes in the tooth-bone interface area of acrodont dentition in the chameleon. *Journal of Anatomy*, **229**, 356–368.

**Evans, S. E.** 2003. At the feet of the dinosaurs: the early history and radiation of lizards. *Biological Review*, **78**, (4), 513–551.

**Evans, S. E. & Jones, M. E. H.** 2010. The Origin, Early history and diversification of lepidosauromorph reptiles. 27-44. In Bandyopadhyay (Ed). *New Aspects of Mesozoic Biodiversity. Lecture Notes in Earth Sciences* 132. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 134p.

**Evans, S. E., Prasad, G. V. R., & Manhas B. K.** 2001. Rhynchocephalians (Diapsida: Lepidosauria) from the Jurassic Kota Formation of India. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **133**, 309–334.

**Ezcurra, M. D., Scheyer, T. M. & Butler, R. J.** 2014. The origin and early evolution of Sauria: reassessing the Permian saurian fossil record and the timing of the crocodile-lizard divergence. *PLoS One*, **9**, (2) e89165.

**Ezcurra, M. D., Fiorelli, L. E., Martinelli, A. G., Rocher, S., von Baczko, M. B., Ezpeleta M., Taborda, J. R. A., Hechenleitner, E. M., Trotteyn, M. J. & Desojo, J. B.** 2017. Deep faunistic changes preceded the rise of dinosaurs in southwestern Pangaea. *Nature Ecology & Evolution* **1**, 1477–1483. Doi:10.1038/s41559-017-0305-5

**Fraser, N. C.** 1986. New Triassic sphenodontids from South-West England and a review of their classification. *Palaeontology*, **29**, 165–186.

**Fraser, N. C.** 1988. The osteology and relationships of *Clevosaurus* (Reptilia: Sphenodontia). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, **321**, 125–178.

**Fraser, N. C. & Benton, M. J.** 1989. The Triassic reptiles *Brachyrhinodon* and *Polysphenodon* and the relationships of the sphenodontids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **96**, 413–445.

**Fraser, N. C. & Shelton C. G.** 1988. Studies of tooth implantation in fossil tetrapods using high-resolution X-radiography. *Geological Magazine*, **125**, (2), 117–122.

**Gauthier, J. A., Estes, R. & de Queiroz, K.** 1988. A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha. Pp. 15-98 in Estes, R. & Gregill, G. (eds). *The Phylogenetic Relationships of the Lizard Families*. Stanford University Press, Palo Alto, 631 pp.

**Goloboff, P. A. & Catalano, S. A.** 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, **32**, 1–18.

**Gradstein, F. M., Ogg, J. G., Schmitz, M. D. and Ogg, G.** (eds.) 2012. The Geologic Time Scale 2012. Boston (MA), Elsevier.

**Günter, A.** 1867. Contribution to the anatomy of *Hatteria* (*Rhynchocephalus*, Owen). *Philosophical Transactions of the Royal Society*, **157**, 595–629.

**Harrison, H. S.** 1901a. *Hatteria punctata* its dentitions and its incubation period. *Anatomischer Anzeiger*, **20**, 145–158.

**Harrison, H. S.** 1901b. The development and succession of teeth in *Hatteria punctata*. *Quarterly Journal of Microscopical Science* **44**, 161–219.

**Hay, J., Sarre, S. D., Lambert, D. M., Allendorf, F. W. & Daugherty, C. H.** 2010. Genetic diversity and taxonomy: a reassessment of species designation in Tuatara (*Sphenodon*: Reptilia). *Conservation Genetics*, **11**, (3), 1063–1081.

**Heckert, A. B., Lucas, S. G., Rinehart, L. F. & Hunt, A. P.** 2008. A new genus and species of sphenodontian from the Ghost Ranch *Coelophysis* Quarry (Upper Triassic: Apachean), Rock Point Formation, New Mexico, USA. *Paleontology*, **51** (4), 827–845.

**Herrera-Flores, J. A., Stubbs, T. L., Elsler, A. & Benton M. J.** 2018. Taxonomic reassessment of *Clevosaurus latidens* Fraser, 1993 (Lepidosauria, Rhynchocephalia) and rhynchocephalian phylogeny based on parsimony and Bayesian inference. *Journal of Paleontology*, **92**, 734–742.

**Howes, G. B. & Swinnerton, H. H.** 1901. On the development of the skeleton of the Tuatara, *Sphenodon punctatus*; with remarks on the egg, hatching, and on the hatched young. *Transactions of the Zoological Society of London*, **16** (Pt. 1), 1–74.

**Horn, B. L. D., Melo, T., Schultz, C. L., Philipp, R. P., Kloss, H. P. & Goldberg, K.** 2014. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on

structural, stratigraphic and paleontological data. *Journal of South American Earth Sciences*, **55**, 123–132.

**Hsiou, A. S., de França, M. A. G. & Ferigolo, J.** 2015. New data on the *Clevosaurus* (Sphenodontia: Clevosauridae) from the Upper Triassic of Southern Brazil. *PloS One*, **10**, (9), e0137523.

**Jenkins, K. M., Jones, M. E. H., Zikmund, T., Boyde, A. & Daza, J. D.** 2017. A review of tooth implantation among rhynchocephalians (Lepidosauria). *Journal of Herpetology*, **52**, (3), 300–306.

**Jones, M. E. H.** 2008. Skull shape and Feeding Strategy in *Sphenodon* and other Rhynchocephalia (Diapsida: Lepidosauria). *Journal of Morphology*, **269**, 945–966.

**Jones, M. E. H.** 2009. Dentary tooth shape in *Sphenodon* and its fossil Relatives (Diapsida: Lepidosauria: Rhynchocephalia). In KOPPE T; MEYER, G ALT, K.W. (Ed). *Comparative dental morphology, front Oral Biol. Basel*, **13**, 9–15.

**Jones, M. E. H., Anderson, C. L., Hipsley, C. A., Müller, J., Evans, S. E. & Schoch, R. R.** 2013. Integration of molecules and new fossils supports a Triassic origin for Lepidosauria (lizards, snakes, and tuatara). *BMC Evolutionary Biology*, **13**, 208. doi: 10.1186/147-2148-13-208.

**Keeble, E., Whiteside, D. I., & Benton, M. J.** 2018. The terrestrial fauna of the Late Triassic Pant-y-ffynnon Quarry fissures, South Wales, UK and a new species of *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia). *Proceedings of the Geologists' Association*, **129**, 99–119.

**Kieser, J. A., Tkatchenko, T., Dean, M. C., Jones, M. E. H., Duncan, W., & Nelson, N. J.** 2009. Microstructure of dental hard tissues and bone in the Tuatara dentary, *Sphenodon punctatus* (Diapsida: Lepidosauria: Rhynchocephalia). Pp. 80-85 in Koppe T., Meyer, G. & Alt, K. W. (eds). *Comparative dental morphology, front Oral Biol. Basel*, Karger. **13**, 202pp.

**Kischlat, E. E. & Lucas S. G.** 2003. A phytosaur from the Upper Triassic of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* **23**, 464–467.

**Klein, C. G., Whiteside, I. D., de Lucas, V. S., Viegas, P. A., & Benton, M. J.** 2015. A distinctive Late Triassic microvertebrate fissure fauna and a new species of *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from Woodleaze Quarry, Gloucestershire, UK. *Proceedings of the Geologists' Association*. **126**, 402–416.

**Langer, M. C., Ribeiro, A. M, Schultz, C. L, & Ferigolo, J.** 2007. The continental tetrapod bearing Triassic of south Brazil. *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science*, **41**, 201–218.

**Langer, M. C., Ramezani, J. & Da-Rosa, Á. A. S.** 2018. U-Pb age constraints on dinosaur rise from south Brazil. *Gondwana Research*, **57**, 133–140.

**Leal, L. A., Azevedo, S. A. K., Kellner, A. W. A. and Da-Rosa, Á. A. S.** 2004. A new early dinosaur (Sauropodomorpha) from the Caturrita Formation (Late Triassic), Paraná Basin, Brazil. *Zootaxa*, **690**, 1–24.

**Marsicano, C. A., Irmis, R. B., Mancuso, A. C., Mundile, R. & Chemale, F.** 2015. The precise temporal calibration of dinosaur origins. *PNAS*, **113**, (3), 509–513.

**Martinelli, A. G., Bonaparte, J. F., Schultz, C. L., & Rubert, R.** 2005. A new tritheledontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul (Brazil) and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts. *Ameghiniana*, **42**, 191–208.

**Martinelli, A. G. & Bonaparte, J. F.** 2011. Postcanine replacement in *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) and its bearing in cynodont evolution. Pp. 179–186 in Calvo, J., Porfiri, J., González Riga, B. & dos Santos, D. (eds.) *Dinosaurios y Paleontología desde América Latina*, Anales del III Congreso Latinoamericano de Paleontología, Neuquén, 2008, Editorial de la Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza,

**Martínez, R. N., Apaldetti, C., Alcober, O. A., Correa, G. A. & Abelín, D.** 2013. Vertebrate succession in the Ischigualasto Formation. Society of Vertebrate Paleontology Memoir 12. *Journal of Vertebrate Paleontology* **32**, 10–30.

**Martínez, R. N., Apaldetti, C., Correa, G., Colombi, C. E., Fernández, E., Santi Malnis, P., Praderio, A., Abelín, D., Benegas, L. G., Aguilar-Cameo, A., & Alcober, O. A.** 2015. A new Late Triassic vertebrate assemblage from northwestern Argentina. *Ameghiniana*, **52**, 379–390.

**MELORO C., & JONES M. E. H.** 2012 Tooth and cranial disparity in the fossil relatives of *Sphenodon* (Rhynchocephalia) dispute the persistent “living fossil” label. *Journal of Evolutionary Biology*, **25**, 2194–2209.

**Müller, R. T., Da-Rosa, Á. A. S., Silva, L. R., Aires, A. S. S., Pacheco, C. P., Pavanatto, A. E. B., & Dias-da-Silva, S.** 2015. Wachholz, a new exquisite dinosaur-bearing fossiliferous site from the Upper Triassic of southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **61**, 120–128.

**Oliveira, T. V., Martinelli, A. G., & Soares, M. B.** 2011. New material of *Irajatherium hernandezii* Martinelli, Bonaparte, Schultz & Rubert 2005 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Upper Triassic (Caturrita Formation, Paraná Basin) of Brazil. *Paläontologische Zeitschrift*, **85**, 67–82.

**Osborn, H. F.** 1903. On the primary division of the Reptilia into. *Science*, **17**, (424), 275–276.

- Pinheiro, F. L.** 2016. A fragmentary dinosaur femur and the presence of Neotheropoda in the Upper Triassic of Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **19**, (2), 211–216.
- Pol, D. & Escapa, I. H.** 2009. Unstable taxa in cladistic analysis: identification and the assessment of relevant characters. *Cladistics*, **25**, 512–527.
- Pretto, F. A., Liparini, A. and Schultz, C. L.** 2011. A new rhynchocephalian from the Upper Triassic (Carnian) of Southern Brazil, and the oldest record of a South American sphenodont. In *IV Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, 2011, San Juan*. CD de Resúmenes, 2011.
- Rauhut, O. W. M., Heying, A. M, López-Arbarello, A. & Hecker, A.** 2012. A new rhynchocephalian from the Late Jurassic of Germany with a dentition that is unique amongst tetrapods. *PLoS One*, **7** (10), e46839. Doi:10.1371/journal.pone.0046839.
- Reynoso, V. H.** 1996. A Middle Jurassic *Sphenodon*-like sphenodontian (Diapsida: Lepidosauria) from Huizachal canyon, Tamaulipas, México. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**, 210–221.
- Reynoso, V. H.** 1997. “Beaded” sphenodontian (Diapsida: Lepidosauria) from the Early Cretaceous of Central Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **17**, 52–59.
- Reynoso, V. H.** 2000. An unusual aquatic sphenodontian (Reptilia: Diapsida) from the Tlayua Formation (Albian), central Mexico. *Journal of Paleontology*, **74**, (1), 133–148.
- Reynoso, V. H.** 2003. Growth patterns and ontogenetic variation of the teeth and jaws of the Middle Jurassic sphenodontian *Cynosphenodon huizachalensis* (Reptilia: Rhynchocephalia). *Canadian Journal of Earth Sciences*, **40**, 609–619.
- Reynoso, V. H. & Clark, J. M.** 1998. A dwarf sphenodontian from the Jurassic La Boca Formation of Tamaulipas, México. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **18**, (2), 333–339.
- Robinson, P. L.** 1976. How *Sphenodon* and *Uromastyx* grow their teeth and use them. Pp. 43-64 in Bellairs Ad'A, Cox CB (eds) *Morphology and Biology of Reptiles*. Academic Press, London.
- Romo de Vivar, M. P. R. and Soares, M. B.** 2015. Dentary morphological variation in *Clevosaurus brasiliensis* (Rhynchocephalia, Clevosauridae) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. *PLoS One*, **10**, (3).
- Säilä, L. K.** 2005. A new species of the sphenodontian reptile *Clevosaurus* from the Lower Jurassic of South Wales. *Palaeontology*, **48**, 817–831.
- Simões, T. R, Caldwell, M. W, Talanda, M., Bernardi, M., Palci, A., Vernygora, O., bernardini, F., Mancini, L. & Nydam, R.L.** 2018. The origin of

squamates revealed by a Middle Triassic lizard from the Italian Alps. *Nature*, **557**, (7707), 706–709.

**Soares, M. B., Schultz, C. L. and Honr B. L. D.** 2011. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **83**, 329–354.

**Soares, M. B., Dalla Vecchia, F. M., Schultz, C. L., & Kellner, A. W. A.** 2013. On the supposed pterosaurian nature of *Faxinalipterus minima* Bonaparte et al. (2010) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. Pp. 95–97 in Sayão, J. M., Costa, F. R., Bantim, R. A. M. & Kellner, A. W. A. (eds) International Symposium on Pterosaurs, Rio Ptero 2013, Short Communications. Universidade Federal do Rio de Janeiro.

**Soares, M. B., Martinelli, A. G. & Oliveira, T. V.** 2014. A new prozostrodontian cynodont (Therapsida) from the Late Triassic *Riograndia* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence) of Southern Brazil. *An Acad Bras Ciênc.* **86**, (4), 1673–1691.

**Soltis, P. S. & Soltis, D. G.** 2003. Applying the Bootstrap in phylogeny reconstruction. *Statistical Science*, **18**, 2, 256–267.

**Sues, H. -D. & Reisz, R. R.** 1995. First record of the Early Mesozoic sphenodontian *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the southern hemisphere. *Journal of Paleontology*, **69**, 123–126.

**Whiteside, D. I.** 1986. The head skeleton of the Rhaetian sphenodontid *Diphydontosaurus avonis* gen. et sp. nov. and the modernizing of a living fossil. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, **312**, 379–430.

**Whiteside, D. I. & Duffin, C. J.** 2017. Late Triassic terrestrial microvertebrates from Charles Moore's 'Microlestes' quarry, Holwell, Somerset, UK. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **176**, 677–705.

**Whiteside, D. I., Duffin, C. J. & Furrer, H.** 2017. The Late Triassic lepidosaur fauna from Hallau, North-Eastern Switzerland, and a new 'basal' rhynchocephalian *Deltadectes elvetica* gen. et sp. nov. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **285**, (1), 53–74.

**Wu, X.C.** 1997. Late Triassic-Early Jurassic sphenodontians from China and the phylogeny of the Sphenodontia. 38-69. In Fraser, N. C. & Sues, A. -D. (eds) *In the Shadow of the Dinosaurs, Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press NY, USA, 430p.

**Zerfass, H., Lavina, E. L., Schultz C. L., Vasconcelos-Garcia, A.J., Faccini, U. F. & Chemale-Jr. F.** 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology*, **161**, 85–105.

Zerfass, H., Chemale-Jr. F., Schultz C. L., & Lavina, E.L. 2004. Tectonics and sedimentation in Southern South America during Triassic. *Sedimentology Geology*, **166**, 265–292.

## Captions of figures

**Figure 1.** Map showing geographical location of the outcrop Linha de São Luiz where the holotype of *Lanceirosphenodon ferigoloi* gen. et sp. nov. was found.

**Figure 2.** Chrono- and biostratigraphy of Triassic units with vertebrate assemblages zones (AZ), from southern Brazil, with the skull and jaws of the holotype of *Clevosaurus brasiliensis* (UFRGS-PV-0748-T), and the holotype dentary of *Lanceirosphenodon ferigoloi* (CAPPA/UFSM 0226), in lateral view and at the same scale. The ages (Ma) of the column follow Gradstein et al. (2012). Chrono- and biostratigraphy were modified from Zerfass et al. (2003) and Horn et al. (2014). The radiometric datings of 236, 231.4 and 225.9 Ma correspond to the first half of the Chañares Formation (Marsicano et al. 2016; Ezcurra et al. 2017), the base of the Ischigualasto Formation, and the base of Los Colorados Formation (Martínez et al. 2013), respectively. The radiometric date of 225.6 Ma corresponds to the top of Candelária Sequence that was obtained from rocks of the Linha São Luiz outcrop (Langer et al. 2018).

**Figure 3.** Dentary of *Lanceirosphenodon ferigoloi* gen. et sp. nov., CAPPA/UFSM 0226. A, Photography of the specimen in lateral view. B, Drawing of the specimen in lateral view. C, Drawing of detail of the symphyseal region. D, Drawing of detail of the two last additional teeth. *Abbreviations:* A(n), umpteenth additional tooth; adt, additional teeth; cpr, coronoid process; f, mentonian foramina; fl, flange; ht, hatchling teeth; mdf, mandibular foramen; ppr, dentary posterior process; sb, secondary bone; st, successional teeth; wf, wear facet.

**Figure 4.**  $\mu$ Ct images of dentary of *Lanceirosphenodon ferigoloi* gen. et sp. nov., CAPPA/UFSM 0226. A, Axial section in dorsal view of dentary. B, Axial

section of anterior region of dentary in oclusal view. C, Coronal section of third successional tooth. D. Coronal section of fifth additional tooth. E, Coronal section of sixth additional tooth. F. Axial section of posterior region of dentary in oclusal view. G. Detail of symphyseal region in anterior view. H, Dentary in lateral view. I, Detail of the anterior region in dorsal view. J, Detail of the posterior region in dorsal view. K, Dentary in dorsal view. *Abbreviations:* A(n), umpteenth additional tooth; adt, additional teeth; alc, alveolar canal; cap, pulp cavity; cpr, coronoid process; f, mentonian foramina; fl, flange; ht, hatchling teeth; lps, postsymphyseal lamina ; mc, Meckelian canal; mdf, mandibular foramen; ppr, dentary posterior process; sds, subdental shelf; st, successional teeth; st3, third successional tooth; sy, symphysis.

**Figure 5.**  $\mu$ Ct images of dentary of *Lanceirosphenodon ferigoloi* gen. et sp. nov., CAPPA/UFSM 0226. A and B, Coronal sections in different levels of the dentary. C, D and E, Sagittal sections in different levels of dentary. *Abbreviations:* alc, alveolar canal; cap, pulp cavity; f, mentonian foramina; fl, flange; mc, Meckelian canal.

**Figure 6.** Time-scaled strict consensus topology exhibiting thyncocephalian relationships (derived after iterPCR protocol, see text). Yellow map corresponds to the Laurasian occurrences and red map corresponds to the Gondwanan occurrences.

**Figure 7.** Relative abundance of vertebrate taxa recovered in two sites (Linha do São Luiz and Sesmaria do Pinhal) with rhynchocephalians from the *Riograndia* AZ (see text for explanations).

**Figure 8.** Palaeogeographic map reconstruction of about 225.6 Ma with the distribution of Triassic rhynchocephalian taxa. The map was produced with *Paleographic Map Generator* (Alroy 2015).

**Figure 9.** Life reconstruction of *Lanceirosphenodon ferigoloi* (made by Jorge Blanco).

### Captions of tables.

**Table 1.** Temporal and geographical distribution of Gondwanic rhynchocephalians during the Mesozoic. Abbreviations: Fm, Formation; Gr, Group; Mb, Member; Seq, Sequence; Superseq, Supersequence.

**Table 2.** Measurement values of CAPP/UFMS 0226

**Table 3.** Ratio values. Abbreviations: A, additional tooth; d, distal; h, height; l, length; LST, last successional tooth; m, mesial.

**Table 4.** Teeth in juvenile and immature specimens.

Abbreviations: ADT, additional teeth; CAN, caniniform tooth; HT A, anterior hatchling teeth; HT P, posterior hatchling teeth; ST, successional teeth; \*, present. Main data taken from: Fraser 1988; Renesto 1995; Reynoso, 1997; Reynoso & Clark 1998; Evans et al. 2001; Reynoso, 2003; Apesteguía *et al.* 2012; Romo de Vivar & Soares 2015.

**Figure 1**

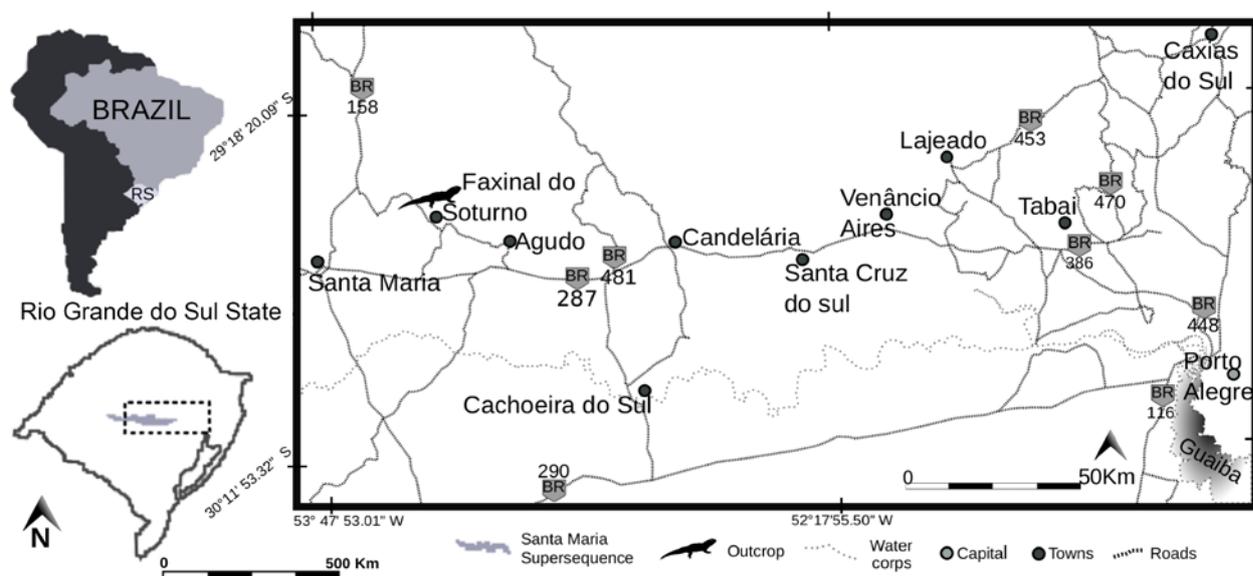


Figure 2

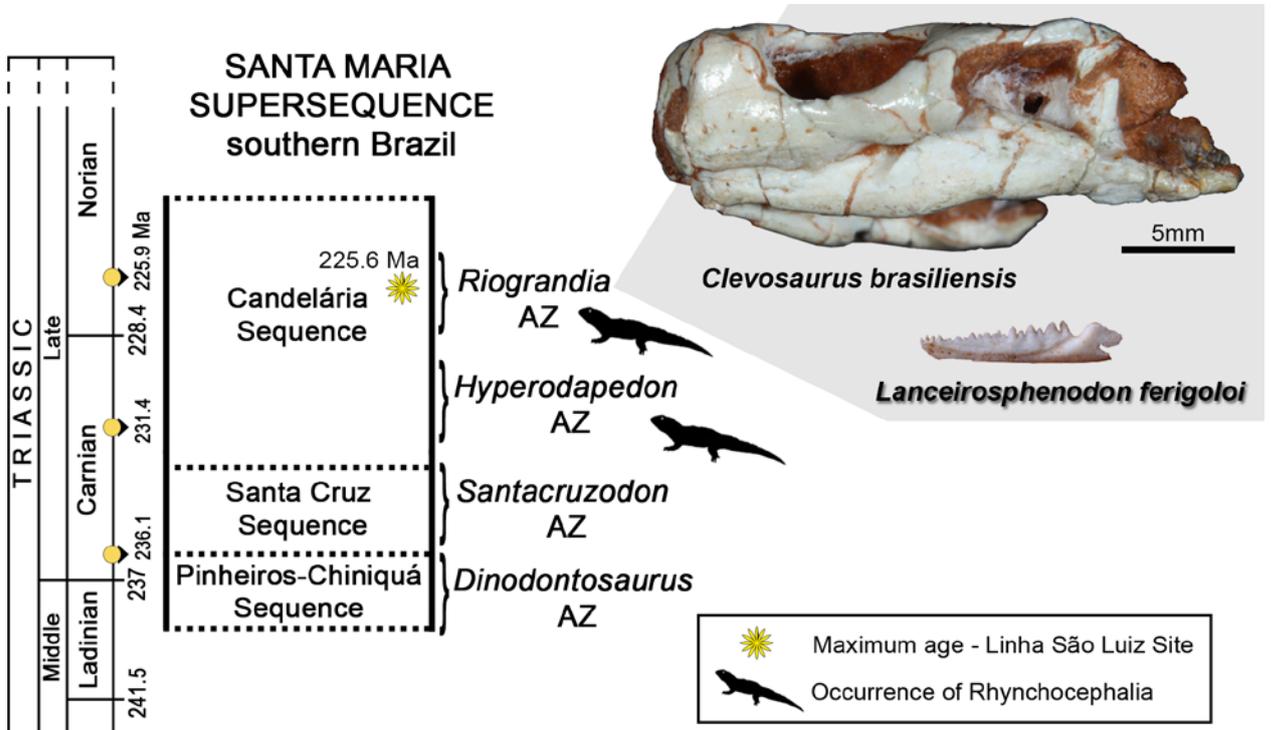


Figure 3

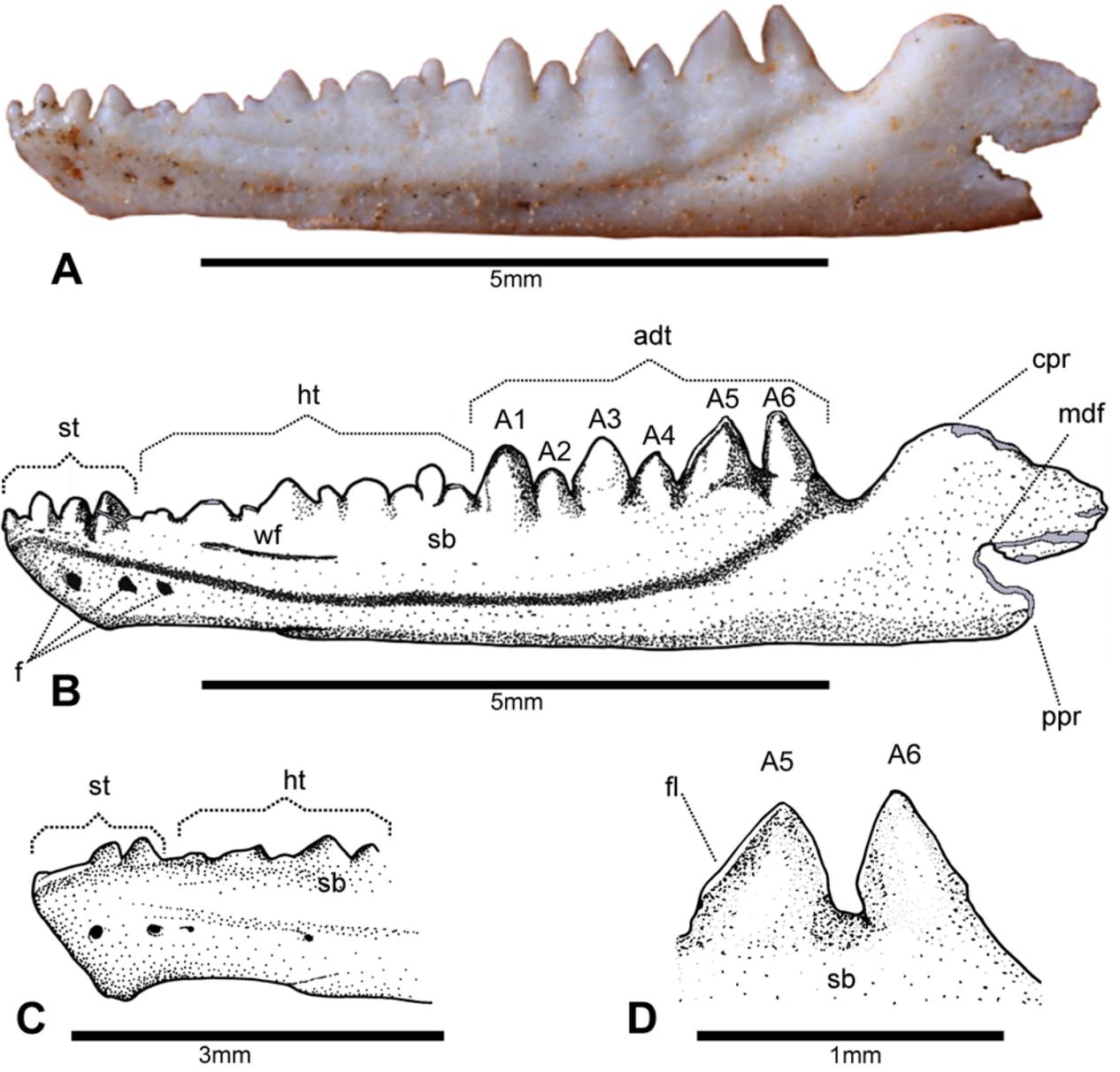


Figure 4

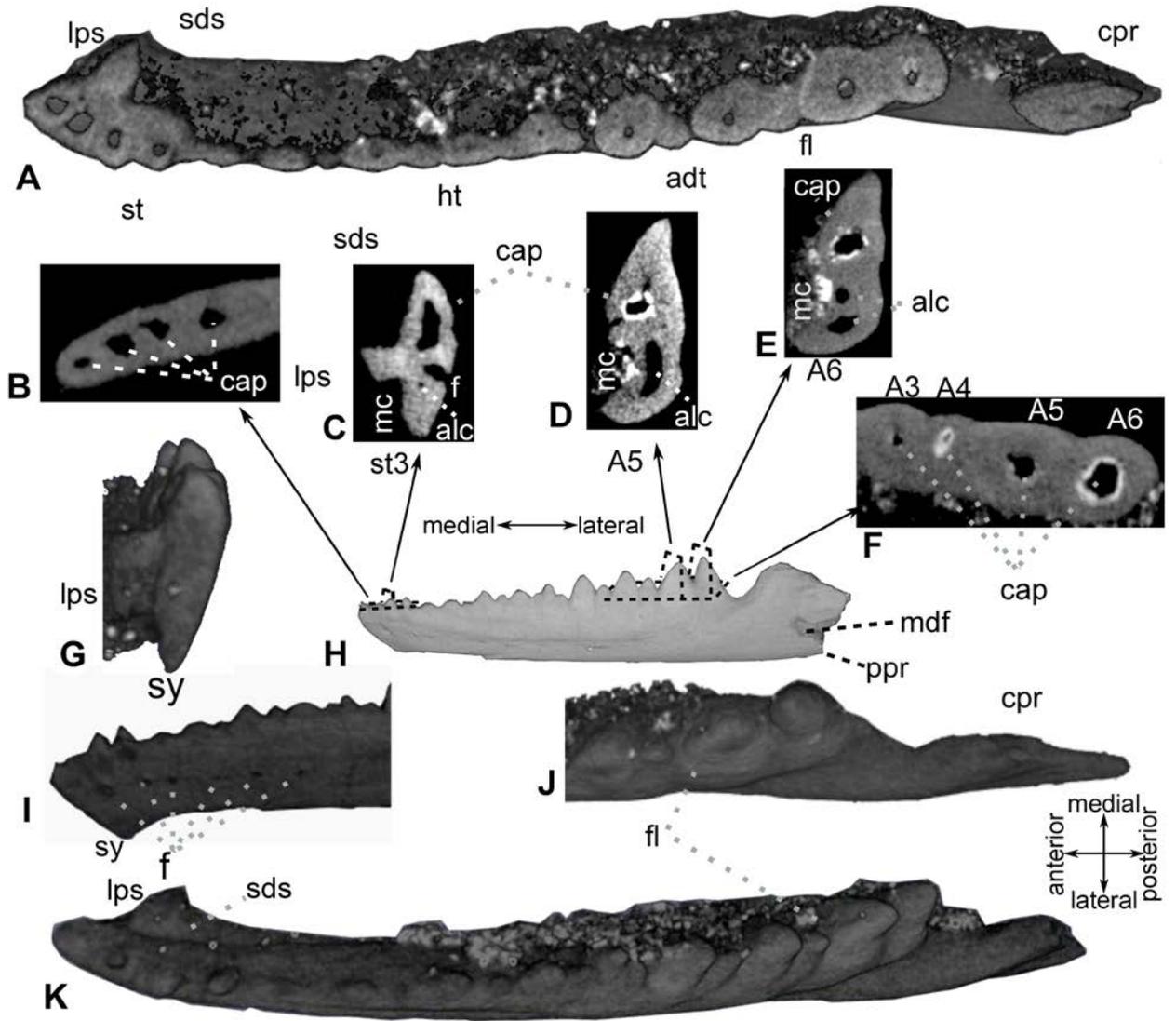


Figure 5

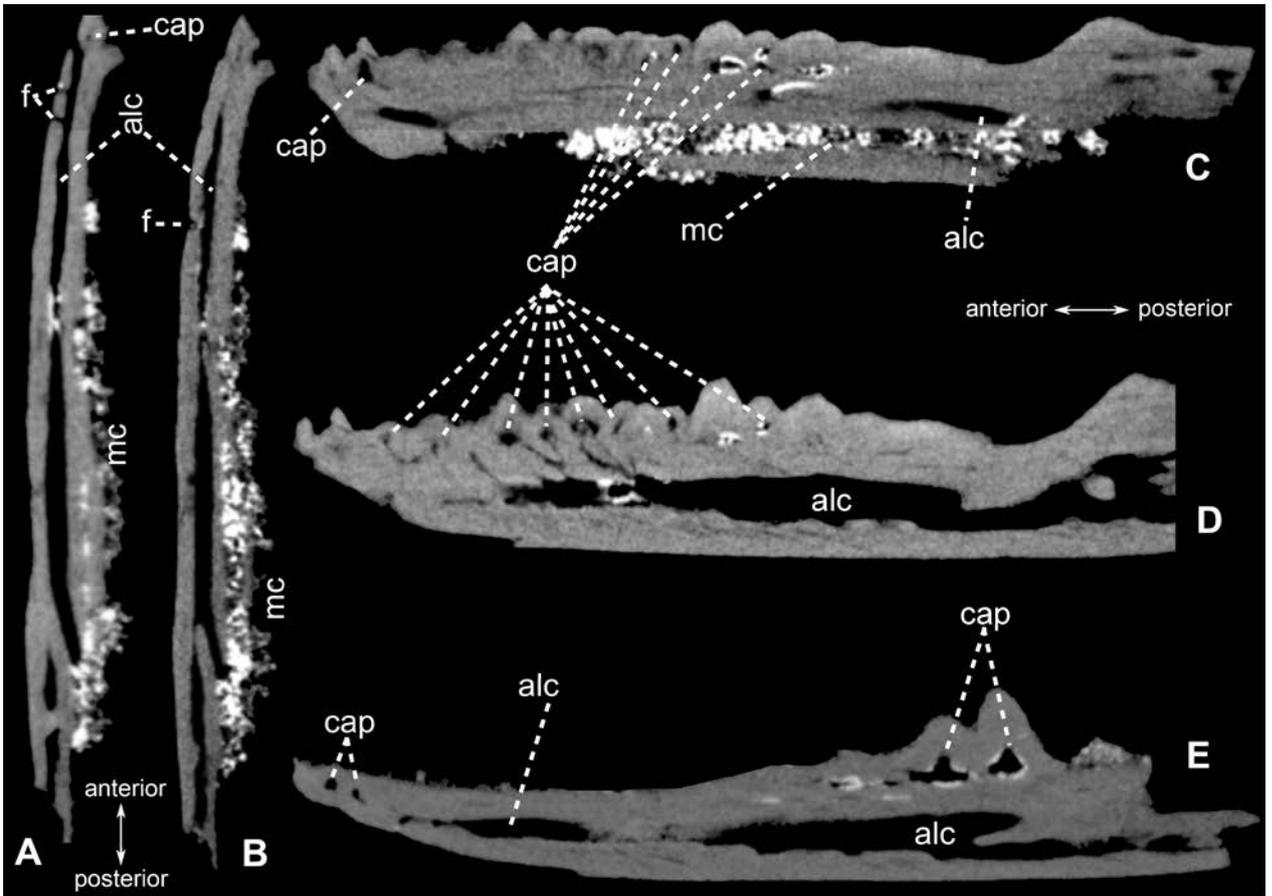


Figure 6

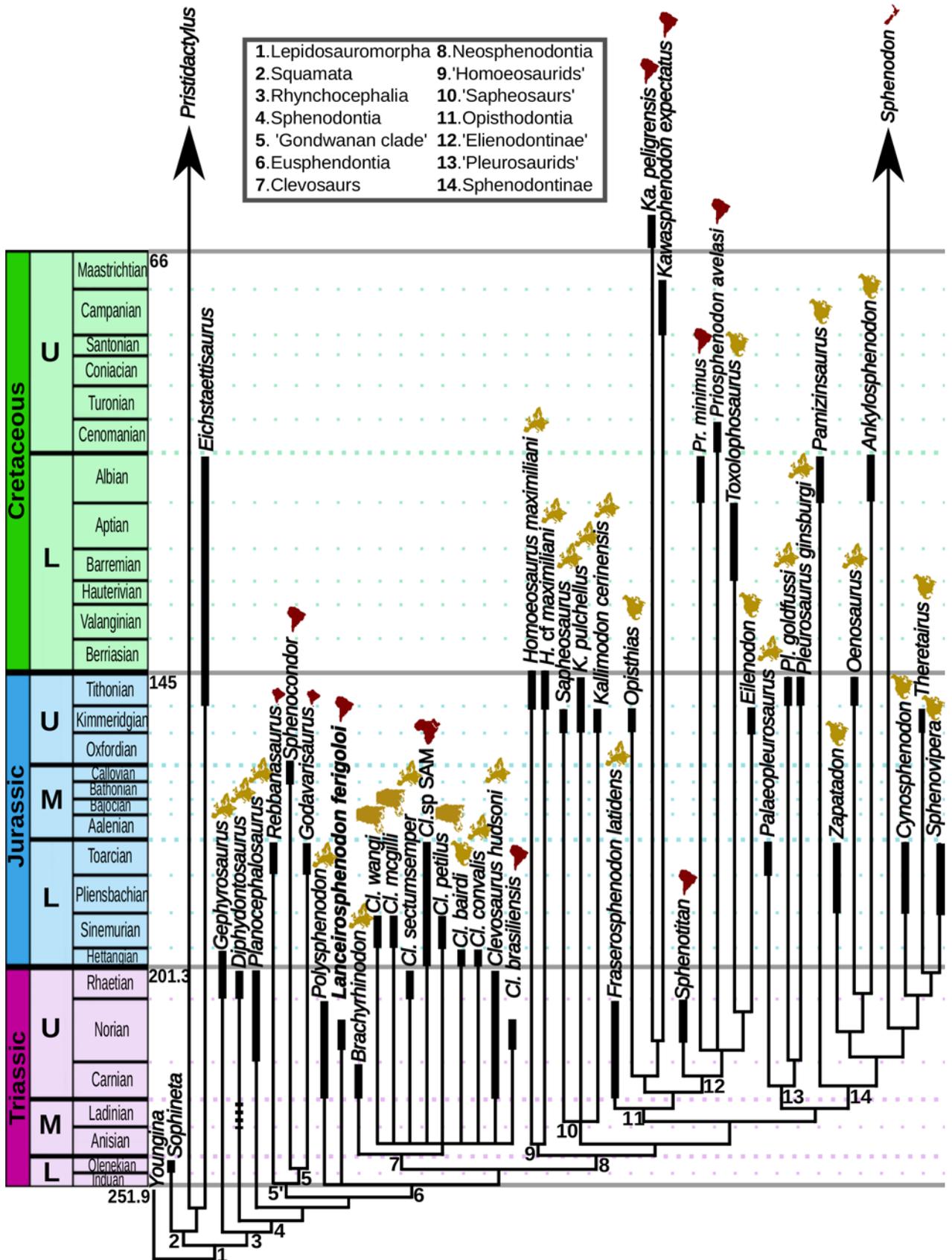


Figure 7

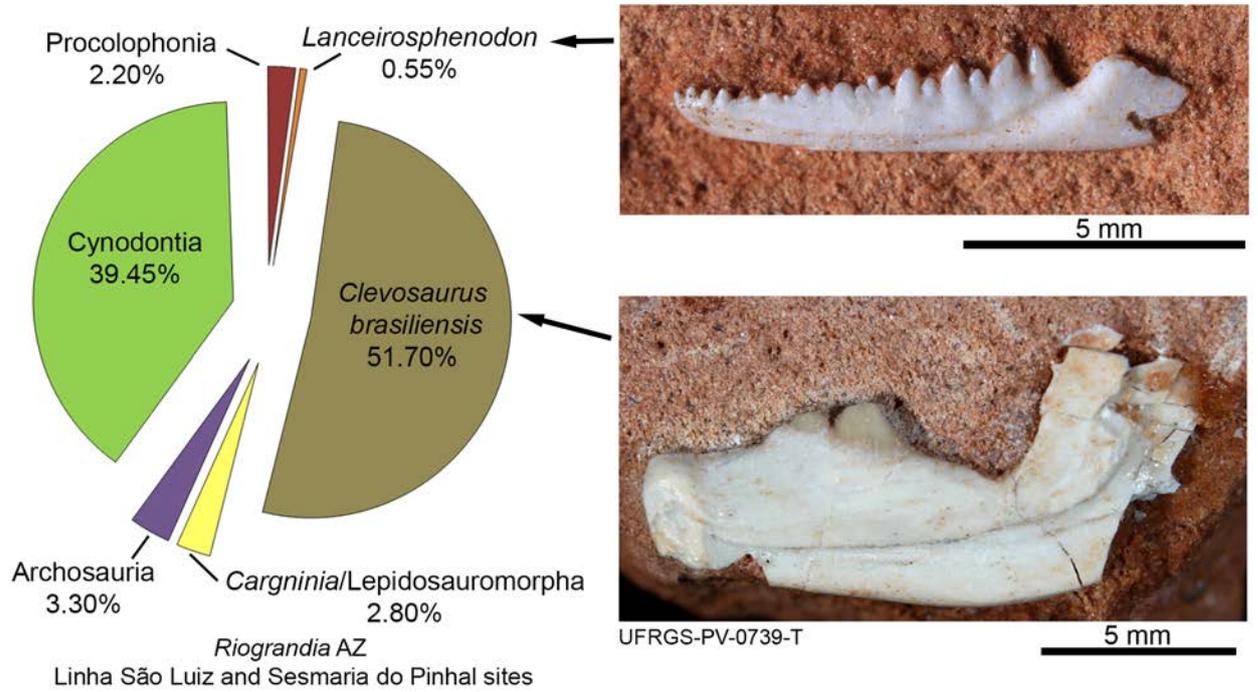


Figure 8

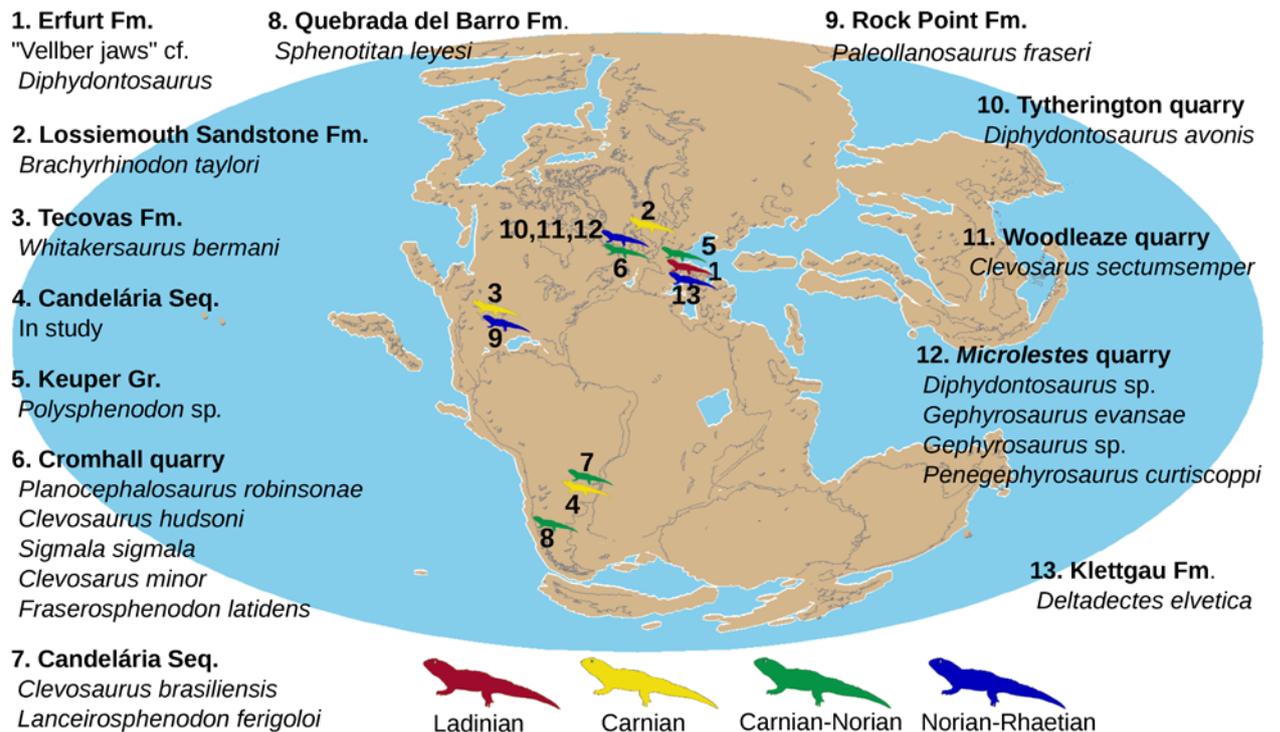


Figure 9



**TABLE 1. Temporal and geographical distribution of Gondwanic rhynchocephalians during the Mesozoic.**

AGE	TAXON	AUTOR	COUNTRY	GEOLOGIC UNIT
<b>CRETACEOUS</b>				
Campanian	<i>Kawasphenodon expectatus</i>	Apesteguía 2005	Argentina	Los Alamos Fm
Campanian	Sphenodontinae indet.	Apesteguía & Jones 2011	Argentina	Allen Fm, Malargue Gr
Campanian	<i>Lamarquesaurus cabazai</i>	Apesteguía & Rougier 2007	Argentina	Allen Fm, Malargue Gr
Turonian-Santonian	Indet.	Hsiou et al. 2016	Brazil	Adamantina Fm, Bauru Gr
Cenomanian	<i>Priosphenodon avelasi</i>	Apesteguía & Novas 2003	Argentina	Candeleros Fm, Neuquén Gr
Cenomanian	<i>Kaikaifilusaurus calvoi</i>	Simon & Kellner	Argentina	Candeleros Fm

Albian?	<i>Priosphenodon minimus</i>	2005 Apesteguía & Carballido 2014	Argentina	La Paloma Mb, Cerro Barcino Fm, Chubut Gr
Berremian	<i>Tingitana anoualae</i>	Evans & Sigogneau-Russel 1997	Morocco	Ksar Metlili Fm
<b>JURASIC</b>				
Callovian-Oxfordian?	<i>Sphenocondor gracilis</i>	Apesteguía et al. 2012	Argentina	Lower Mb, Cañadón Asfalto Fm
Toarcian	<i>Rebbanasaurus jaini</i>	Evans et al. 2001	India	Kota Fm
Toarcian	<i>Godavarisaurus lateefi</i>	Evans et al. 2001	India	Kota Fm
Early Jurassic	<i>Clevosaurus sp.</i>	Sues & Reisz 1995	South Africa	Elliot Fm or Clarens Fm
<b>TRIASSIC</b>				
Norian	<i>Sphenotitan leyesi</i>	Martínez et al. 2013	Argentina	Quebrada del Barro Fm
Norian	<i>Clevosaurus brasiliensis</i>	Bonaparte & Sues 2006	Brazil	Top of Candelária Seq, Santa Maria Superseq
Norian	<i>Lanceirosphenodon ferigoloi</i>	This study	Brazil	Top of Candelária Seq, Santa Maria Superseq
Carnian-Norian	Indet.	Pretto et al. 2011	Brazil	Base of Candelária Seq, Santa Maria Superseq

Abbreviations: Fm, Formation; Gr, Group; Mb, Member; Seq, Sequence; Superseq, Supersequence.

**TABLE 2. Measurement values of CAPPA/UFSM 0226**

Measurements	Value (mm)
Maximum length of dentary	9.16
Length of dentary at coronoid process (anteriorly)	7.12
Minimum height of jaw (anteriorly)	1.00
Minimum height of jaw (anteriorly, whit tooth)	1.08
Maximum height of jaw at pre-coronoid region	1.22

Height of jaw at coronoid process	1.81
Length of coronoid process at base	1.69
Length of coronoid process at top	0.48
Height of coronoid process	0.52
Height of last sucessional tooth (labial)	0.24
Length of last sucessional tooth (labial)	0.31
Height of last sucessional tooth (lingual)	0.27
Length of last sucessional tooth (lingual)	0.30
Maximum transverse width of last sucessional tooth	0.19
Maximum mesio-distal lenght of last sucessional tooth	0.26
Height of A6 tooth (labial)	0.85
Length of A6 tooth (labial)	0.59
Height of A6 tooth (lingual)	0.88
Length of A6 tooth (lingual)	0.59
Maximum transverse width of A6 tooth	0.50
Maximum mesio-distal lenght of A6 tooth	0.53
Height of A5 tooth (labial)	0.89
Length of A5 tooth (labial)	0.67
Height of A5 tooth (lingual)	0.73
Length of A5 tooth (lingual)	0.61
Maximum transverse width of A5 tooth	0.41
Maximum mesio-distal lenght of A5 tooth	0.65

**TABLE 3. Ratio values.**

	<b>Ratio</b>	<b>Value</b>
Maximum pre-coronid: pre-coronid length		0.170
LST lingual h/l		0.900
LST labial h/l		0.770
LST occlusal m-d/w		1.060
LST lingual h/labial h		1.125
A6 lingual h/l		1.490
A6 labial h/l		1.440
A6 occlusal m-d/w		1.060
A6 lingual h/labial h		1.030
A5 lingual h/l		1.190
A5 labial h/l		1.330
A5 occlusal m-d/w		1.580
A5 lingual h/labial h		0.820

Abbreviations: A, additional tooth; d, distal; h, height; l, length; LST, last successional tooth; m, mesial.

**TABLE 4. Teeth in juvenile and immature specimens.**

TAXON (specimen)	STAGE	ST	CAN	HT A	HT P	ADT
<i>Pamizaurus</i> (IGM 6854)	T2?	0			9	2
<i>Sphenocondor</i> (MPEF-PV 2358)	T2-T3	3-4	?		15-16	3
<i>Cynosphenodon</i> (IGM 6659)	S	0		2	>9	?
<i>Cynosphenodon</i> (IGM 6658)	T3-T4	4	*	2	>7	?
<i>Clevosaurus hudsoni</i> Imature (AUP 11373)	T3?	3			8?	3
<i>Clevosaurus hudsoni</i> juvenil [early stage]		5			12	
<i>Clevosaurus brasiliensis</i> (UFRGS-PV-0613-T)	Juvenile	?		?	>6	2
<i>Clevosaurus brasiliensis</i> (UFRGS-PV-848-T)	Juvenile	?		?	>9	2
<i>Clevosaurus brasiliensis</i> (UFRGS-PV-0972-T)	Juvenile	?		?	?	2
<i>Rebbanasaurus</i> (VPL/JU/KR2)	Inmature	5	?		>4	?
<i>Rebbanasaurus</i> (VPL/JU/KR1)	Juvenile	4?			>4	?
<i>Godavarisaurus</i> (VPL/JU/KR39)	Juvenile	?			>6	>1
<i>Godavarisaurus</i> (VPL/JU/KR38)	Juvenile	3?			?	?
<i>Zapatodon</i> (IGM 3497)	T-T2					
<i>Sphenodon</i> s						
<i>Sphenodon</i> T	hatchling			3	13	
<i>Sphenodon</i> T2	few weeks			3	13	3
<i>Sphenodon</i> T3	few weeks			2-3	13	5
<i>Sphenodon</i> T4	several months	2?	*		6	8
<i>Lanceirosphenodon</i> CAPPA/UFSM 0226	T2-T3	4	?		9	6
<i>Dyphydontosaurus</i> (MCSNB 4862)	Juvenile			9-10 pleurodonts anterior teeth		

Abbreviations: ADT, additional teeth; CAN, caniniform tooth; HT A, anterior hatchling teeth; HT P, posterior hatchling teeth; ST, successional teeth; \*, present.

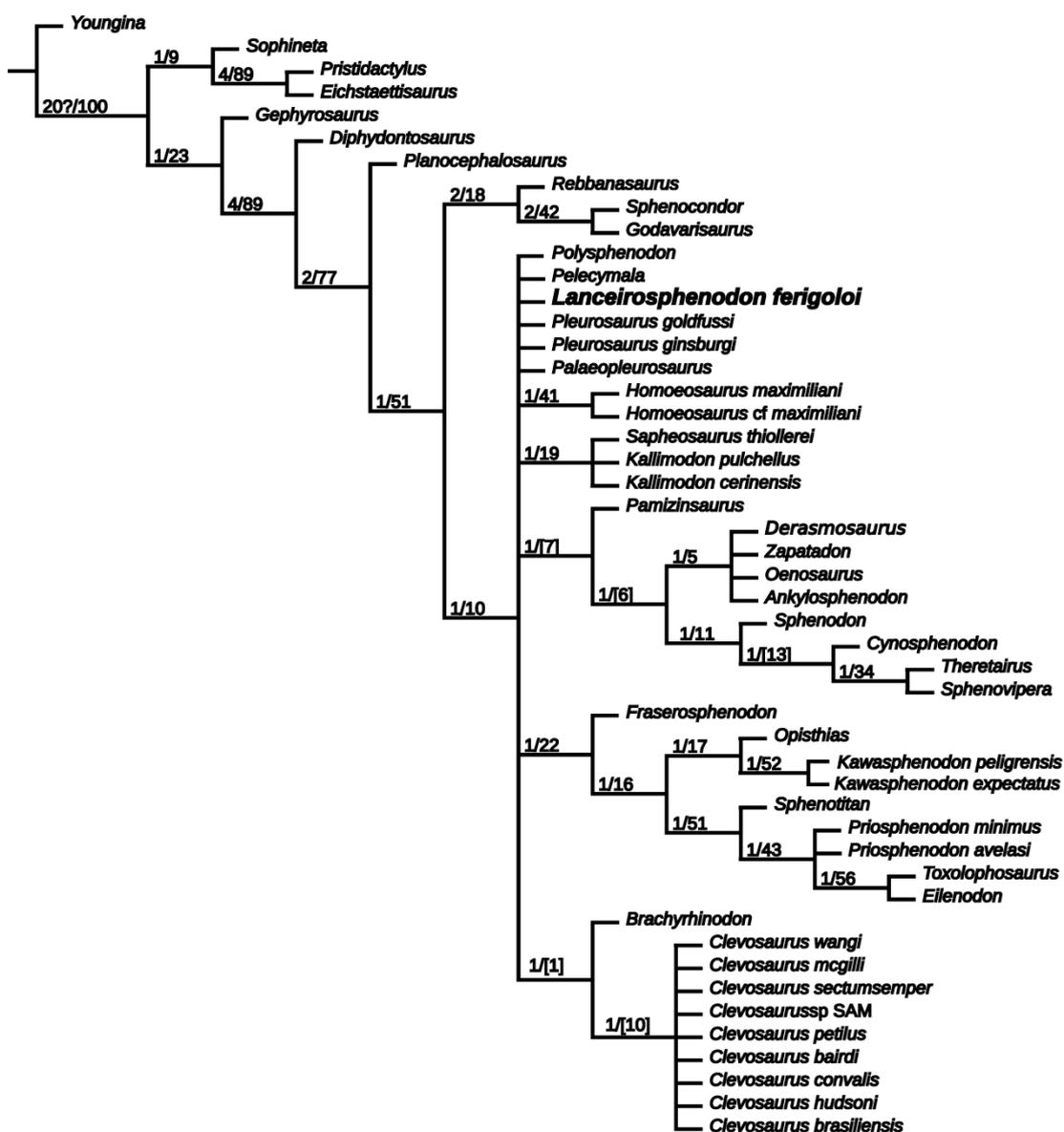
Main data taken from: Fraser 1988; Renesto 1995; Reynoso, 1997; Reynoso & Clark 1998; Evans et al. 2001 (figures); Reynoso, 2003; Apesteguía et al. 2012; Romo de Vivar & Soares 2015.

Supplementary Information for:  
 A NEW RHYNCHOCEPHALIAN FROM THE LATE TRIASSIC OF SOUTHERN  
 BRAZIL ENHANCES EUSPHENODONTIAN DIVERSITY

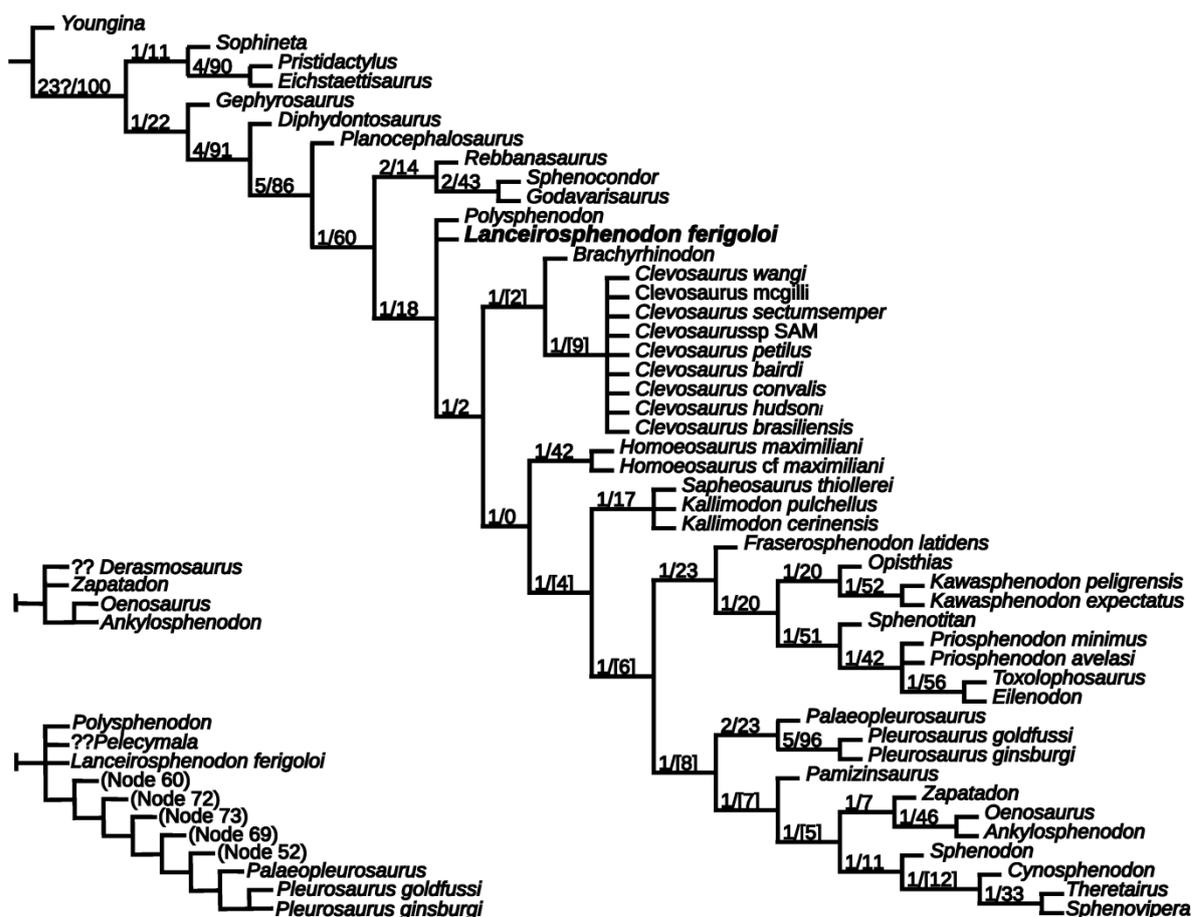
by PAULO R. ROMO DE VIVAR, AGUSTÍN G. MARTINELLI, ANNIE  
 SCHMALTZ HSIOU and MARINA BENTO SOARES

We include here additional cladograms discussed in the main text (1), final  
 character list used for the phylogenetic analyses (2), and the modified data  
 matrix (3).

1. Additional cladograms



**Figures S1.** Strict Consensus Tree of 136 most parsimonious trees (273 steps each) (CI=0.385; RI 0.695). Bremer support and Standard Bootstrap are indicated above the nodes (Bremer support / Standard Bootstrap).



**Figure S2.** Topology obtained by iterPCR protocol. Strict Consensus Tree of 34 most parsimonious trees (268 steps each) (CI=0.396; RI=0.708). Bremer support and Standard Bootstrap are indicated above the nodes (Bremer support / Standard Bootstrap). The two reduced cladograms in the down left part of the figure show the new nodes when the taxa with “??” were pruned.

## 2. Character list

Description of 73 characters used in the phylogenetic analyses, 72 of which are the same used by Herrera-Flores et al. (2018), Hsiou et al. (2015), and Apesteguía et al. (2014). The modified characters are denoted with an asterisk. Two characters, ch. 62 and ch. 63, of the original list were removed because they were codified with “?” for all taxa in the matrix. The original source of each character is indicated between brackets.

Abbreviations:

A&14, Apesteguía et al. (2014);  
 AGR12, Apesteguía et al. (2012);  
 AN03, Apesteguía & Novas (2003);  
 B85, Benton (1985);  
 BN17, Bever & Norell (2017);  
 E88, Evans (1988);

FB89, Fraser & Benton (1989);  
 G88, Gauthier et al. (1988);  
 H&15, Hsiou et al. (2015)  
 HF18, Herrera-Flores et al. (2018);  
 R96, Reynoso (1996);  
 R97, Reynoso (1997);  
 RC98, Reynoso & Clark (1998);  
 S94, Sues et al. (1994);  
 W94, Wu (1994).

1. Antorbital region, length relative to skull length: one-third or more (0); between one-fourth and one-third (1); one fourth or less (2).  
(HF18, H&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)
2. Orbit, length relative to skull length: one third or greater (0); less than one third (1). (HF18, AH&15, A&14, AN03, RC98)
3. Supratemporal fenestra, length relative to orbit length: less than 75% (0); 75% or greater (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, S94)
4. Supratemporal fenestra, length relative to skull length: one-fourth or less (0); more than one-fourth (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, W94)
5. Lower temporal fenestra, length relative to skull length: one-fourth or less (0); more than one-fourth (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, W94)
6. Maxilla, premaxillary process: elongate (0); reduced (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)
7. Maxilla, participation in margin of external naris: entering into margin (0); excluded from margin by posterodorsal process of premaxilla (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R9, S94)
8. Maxilla, shape of posterior end: tapering posteriorly or very narrow (0); dorsoventrally broad (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, W94)
9. Lacrimal: present (0); absent (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)
10. Jugal, shape of dorsal process: broad and short (0); narrow and elongate (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, W94)
11. Prefrontal and postfrontal, profuse sculpture on bone surface: absent (0); present (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03)
12. Prefrontal-jugal contact: absent (0); present (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R97, S94)

13. Postorbital, marked dorsal ridge and deep ventrolateral concavity: absent (0); present (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03)
14. Frontals, relation: separated (0); fused (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)
15. Parietals, relation: separated (0); fused (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)
16. Parietal, width between supratemporal passages relative to interorbital width: broader (0); narrower (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)
17. Parietal crest: absent (0); present (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)
18. Parietal, shape of posterior edge: greatly incurved inward (0); slightly incurved inward (1); convex (2).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, W94)
19. Parietal foramen, position relative to anterior border of supratemporal fenestra: posterior (0); at the same level or anterior (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)
20. Lower temporal bar, position: aligned with the maxillary tooth (0); bowed away beyond the limit of the abductor chamber (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)
21. Lower temporal bar, posteroventral process of jugal: absent (0); poorly- to moderately-developed, less than half the length of the lower temporal fenestra (1); well-developed, half the length of the lower temporal fenestra or more (2).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)
22. Palatine, shape of posterior end: tapers posteriorly (0); widens posteriorly (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)
23. Pterygoids, anterior contact between bones\*: absent (0); small (1); broad (2)  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R97)
24. Pterygoids, posterior opening of the interpterygoid vacuity between posteromedial processes: widely open (0); moderately open, as wide as the vacuity (1); almost closed by the posteromedial processes (2).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R97)
25. Pterygoid, central region between three rami: short (0); elongate (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)
26. Pterygoid, participation in margin of suborbital fenestra: form part of the margin (0); excluded from margin (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)
27. Quadrate-quadratojugal foramen, relative size: small (0); large (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, RC98)

28. Quadrate-quadratojugal foramen, location: between the quadrate and the quadratojugal (0); entirely within the quadrate (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, RC98)
29. Quadrate-quadratojugal emargination, shape: pronounced (0); reduced (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, RC98, S94, W94, E88)
30. Supratemporal, as a discrete bone: present (0); absent (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R97, S94)
31. Inferred jaw motion: orthal (0); proplinal (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)
32. Degree of proplinality, measured either as palatal tooth row extension or length in which palatines keep parallel to the maxillae: small palatal row, parallel line restricted to the anterior region (0); enlarged, palatines accompanying maxilla half its own length (1); palatines accompanying maxilla by its complete length (euproplinality?) (2).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)
33. Mandibular symphysis, mentonian process\*: absent (0); reduced (1); well developed and pointed (2); well-developed and rounded (3).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03)
34. Mandibular symphysis, shape: almost circular, high/length relation near one (0); oval, high/length clearly greater than one (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, B85)
35. Mandibular symphysis, angle between anterior margin and longitudinal axis of the mandible in lateral view:  $<120^\circ$ , symphysis nearly vertical, typically devoid of ventral projections (0);  $\geq 120^\circ$ , symphysis anterodorsally projected (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03)
36. Mandibular symphysis, symphyseal spur: absent (0); well-developed, anterodorsally projected (1); moderately developed (2).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03)
37. Mandibular foramen, relative size: small (0); large (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, B85)
38. Glenoid cavity, shape: smooth surface, lacking an anteroposterior central ridge (0); elongate and asymmetrical surface, with a strong anteroposterior central ridge (1); symmetrical facet with a strong anteroposterior central ridge (2).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03)
39. Coronoid process, height relative to that of the jaw at the level of the anterior end of the coronoid process: (0) low, weak, less than 1/2 jaw; (1) moderately high, around 1/2 jaw height; (2) very high, nearly as high as jaw.  
\*This modified character takes of BN17. (BN17, A&14, AN03, R96, S94, W94)
40. Retroarticular process, shape: pronounced (0); reduced, caudally projected (1); reduced, dorsally curved (2).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)

41. Dentary, posterior process, relative length: short, not reaching glenoid level (0); elongate, reaching glenoid level (1); elongate, reaching the end of glenoid level (2).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R97, S94)
42. Marginal dental implantation, type: pleurodont (0); degree of posterior acrodonty (1); fully acrodont (2).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)
43. Tooth replacement, type: alternate (0); addition at back of jaw (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, B85)
44. Dentary regionalization with small juvenile teeth in the anterior region of maxilla and dentary: absent (0); present (1)  
\*This modified character takes of R96. (R96)
45. Dentary, posterior successional, number in mature individuals: zero (0); one (1); two or more (2).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, G88)
46. Marginal teeth, lateral wear facets on dentary and/or medial wear facets on maxilla: absent or smooth (0); present, conspicuous (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)
47. Marginal teeth, shape of cross section of posterior teeth: nearly circular (0); squared (1); rectangular, wider than long (2).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, FB89)
48. Premaxillary teeth, number in mature individuals: more than seven (0); seven to four (1); three or less (2).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)
49. Premaxillary teeth, general organization in adults: present as discrete teeth (0); merged into a chissel-like structure (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)
50. Maxillary teeth, posteromedial flanges on posterior teeth: absent or inconspicuous (0); present as small flanges on at least one tooth (1); present as extensive flanges on most teeth (2).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)
51. Maxillary teeth, anterolateral flange on posterior teeth: absent (0); present (1).  
(HF18, AH&15, A&14)
52. Palatine teeth, number of tooth rows: two or more (0); a single row plus one isolated tooth (1); a single lateral row (2).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)
53. Palatine teeth, flanges: completely absent (0); present at least on a few teeth (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, FB89)

54. Palatine teeth, hypertrophied tooth on anterior region of the palatine bone (stabbing palatine): absent (0); present (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03)
55. Pterygoid teeth, number of tooth rows: three or more (0); two (1); one or none (2); radial crests (3).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)
56. Mandibular teeth, anterolateral flanges: absent (0); present, at least in one tooth (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, S94, W94)
57. Mandibular teeth, anteromedial flanges: absent (0); present (1).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03)
58. Mandibular teeth, additional, enamel ornamentation in adults: absent (0); present, with numerous fine striae (1); present, with a combination of a few striae and wide grooves (2).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03)
59. Second sacral vertebra, posterior process: absent (0); present, small (1); present, prominent (2).  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, G88)
60. Ischium, process on posterior border: absent (0); present as small tubercle (1); present as prominent process (2).  
(HF18, AH&15, A&014, AN03, R96, FB89, E88)
61. Humerus, length relative to length of presacral column: <0.12 (0); between 0.12 and 0.21 (1); > 0.21.  
(HF18, AH&15, A&14, AN03, R96, FB89)
62. Dentary, proportions (pre-coronoid length/ maximum pre-coronoid height ratio, L/H): gracile, long and low, L/H < 0.18 (0); average, L/H between 0.18?0.28 (1), robust, short and high, L/H > 0.28 (2).  
\*Character 64 of A&14 (HF18, AH&15, A&14, AGR12)
63. Dentary, successional teeth, maximum concurrent number during ontogeny: six or more (0); three to five (1); two or less (2)  
\* Character 65 of A&14 (HF18, AH&15, A&14, AGR12)
64. Dentary, anterior successional teeth (not "caniniform"), number in the adult: two or more clearly discrete teeth (0); one or two poorly distinct (1); none or indistinct(2).  
\* Character 66 of A&14 (HF18, AH&15, A&14, AGR12)
65. Dentary, successional teeth, striation: present (0); absent (1).  
\* Character 67 of A&14 (HF18, AH&15, A&14, AGR12)
66. Dentary, posterior successional teeth, lingual groove: absent (0); present (1).  
\* Character of 68 A&14 (HF18, AH&15, A&14, AGR12)
67. Dentary, hatchling teeth, striation: absent (0); present (1)  
\*Old ch 69 A&14 (HF18, AH&15, A&14, AGR12)

68. Dentary, successional “caniniform” teeth, shape of basal cross section: nearly circular (0); clearly oval, labio-lingually compressed (1).

\* Character of A&14 (HF18, AH&15, A&14, AGR12)

69. Mandibular teeth, additional, grooves or fossae on labial or lingual sides: absent (0); present (1).

\* Character 71 of A&14 (HF18, AH&15, A&14)

70. Mandibular teeth, additional, posterior groove: absent (0); wide and poorly defined (1); relatively deep and well-defined (2).

\* Character 72 of A&14 (HF18, AH&15, A&14)

71. Maxilla, facial process, shape of anterior margin relative to main axis of maxilla: low slope, straight or concave (0); high slope, in straight angle (1); high slope, continuous and concave (2); high slope, continuous and convex (3).

\* Character 73 of A&14 (HF18, AH&15, A&14)

72. Maxilla, facial process, maximum high (FH) with respect to length of maxilla

\* Character 74 of A&14 (HF18, AH&15, A&14)

73. Anterior caniniform teeth in maxillae and dentaries (Dupret 2004, 31): (0) absent; (1) present.

\*(BN 2017, character 80 in the list of characters but in the matrix of BN is a character 78)

### 3. Modified data Matrix.

Youngina\_

00000000100000000000200000000?0000?0?00000002000000000000?  
10?00010??00000

Ankylosphenodon\_

???1?????1?????????????????????1?111?1?211?1?01????0????0?0  
221121????0????0

Clevosaurus\_brasiliensis

1011111[01]110100000111202101??000111001110121101121001000000  
???1?2??0?0?210

Eichstaettisaurus

10110000010?011000000??000??00?0?????????????????????????  
????????????000?0

Sophineta

00010000?0??00000?0?0??00??????00?0?????00?????????????????  
????????????00000

Brachyrhinodon\_

211111011100?000000120120?????0011101?10121101121101001????  
?11?????????21?

Clevosaurus\_hudsoni\_

211111111101000100012021010000001110111012110112120100110121  
1112??0?00210

Cynosphenodon\_

?????????????????????????????1?2112??1??2111112110????100?  
??112100100111

Diphydontosaurus\_  
 1000000010000100000120100000010100001000111120010000000001  
 21?000001?00000  
 Eilenodon\_  
 ??????????1????????????????????123111120222100122?21210?112  
 ???222?????0122?  
 Gephyrosaurus  
 0000000000000110000120000000010100?0000010002000000000000?  
 10200010??00010  
 Godavarisaurus\_       ??????1????????????????????????????0110[0  
 2]?????211200[1 2]01021??100???[0 1]10010100??1  
 Homoeosaurus\_cf\_maximiliani\_  
 11[01][01]?????1?0??00?0?11?02??1?????[01]1??1?11121101[01]??2  
 0[12]??2??????21?????????????  
 Homoeosaurus\_maximiliani\_  
 1[01]0000011000?0000[12]11??2001???10111101?11121101[01]21202?  
 ?21112221??????000?0  
 Kallimodon\_cerinensis\_  
 ?????????1????????????1??2010?????[01]110?1?1?1211??[01]2120200  
 2000221122?????00???  
 Kallimodon\_pulchellus\_  
 01110?011?00?0011211112001???10[01]11021?10121101121202??200  
 1221122?????00??0  
 Kawasphenodon\_expectatus\_  
 ?????????1????????????????????????1????????????211?10?????1??112  
 ???[12]??????02???  
 Kawasphenodon\_peligrensis\_  
 ?????????1????????????????????????1????????????21??10?????????112  
 ??????????02???  
 Oenosaurus\_  
 20?????0?11?0?10111?????02201?????11[23]?12112112??0?[01]?????2?02  
 000????2?2?????00?10  
 Opisthias\_rarus\_  
 ?????????1????????????????????????????3111??0??211010??20?????112  
 ???122?????10??0  
 Palaeopleurosaurus  
 01110000100010111200202110110100111?1?1[01]12110112110200210  
 1210022?????00010  
 Pamizinsaurus\_  
 ??????1?1?0????????????????211??0?0?[12]11?1?11?2110?[01]2?102??  
 ?101???12??1?????0  
 Planocephalosaurus\_  
 00000000100001100101202000010101110000101111?0[01]2010000110  
 12111[12]00?1?00100  
 Pleurosaurus\_ginsburgi\_  
 0110?0001?00?001?????0?????????0?0110??1??21?0012000??0?110  
 120022?????00000  
 Pleurosaurus\_goldfussi\_  
 0110?0001100?0011210002[12]101001020110??10121?001200021021  
 10?20022?????00000

Priosphenodon\_avelasi  
 0110011111110011111012201000112311112022210012212121031122?  
 2222????00320

Pristidactylus\_  
 1111100011100110001?0001000?000?00?000000002000000???200?1  
 1100010??00010

Rebbanasaurus\_  
 ???????01??0?????????????????????03102?????211200201001??101  
 ???[01]11000100??1

Sapheosaurus\_thiollerei\_  
 111100?110??0011211211001????0[01]11021?10[01]???01?21?0????2  
 ???221122???????????

Sphenocondor\_  
 ?????????1?????????????????????????????1?1?1?1?1211200?????????0?0  
 ???0[12]?010100??1

Sphenodon\_punctatus\_  
 111110011100100111112122111011121112111121111[01]211021121000  
 12[12]22100000111

Sphenovipera  
 ?????????1?????????????????????????????1?21021???1211211?????????112  
 ???1[12]211??10??1

Theretairus\_  
 ?????????1?????????????????????????????1?210??????21121????????????1??  
 ???12?10??00??1

Toxolophosaurus\_  
 ?????????1?????????????????????????????1?31111?0??210012?????????112  
 ???222????01??0

Zapatadon\_  
 10?01??01??1??1?1?1?102210101[01]1?1112??1??2110?[01]??102??  
 2??????12??????????00

CAPPA/UFSM\_0226  
 ?????????1?????????????????????????????210[02]1?1?111?10?????????1  
 0????01?100?00???

Sphenotitan  
 21110111??11?11111121220?1001123111020012100122121110011???  
 ?122100??0?0

Pelecymala  
 ?????0011?????????????????????????0??????????211?00??00?????????  
 ???221?????0??

Polysphenodon  
 2000????11100?0000001?00??1????01?????????01211?10211?1??1???  
 ??1??????????1??

Fraserosphenodon\_latidens  
 ??????1?11?????????????????????????1?3110?????211??2?1?????????01  
 ???221????0?????

Clevosaurus\_convallis  
 ??????1??1?????????????????0?????????????0110??0??2110111?20??0?100  
 ???1?2??0?00??0

Clevosaurus\_bairdi

21111111101?001000120??010?00011??001[12]0?21?010212?1??11?  
02??1?2??0?00310

Clevosaurus\_petilus

1111111110100?00001?02101000001?1?011?01211?10212011001?0?  
?????????0??0

Clevosaurus\_sp\_SAM

?????1101101?0?????1??2?????0??12??01???1?1????21??1?????  
??????????????0

Priosphenodon\_minimus

11???1111?1??0?1?????1220???01122??11?02?210012??212103121?  
???2?????003?0

Derasmosaurus

2011??00??0?0011111????????????????????????21???1?????????????  
2?0??????????????0

Clevosaurus\_sectumsemper

?????11?????????????????0??0?????0?21?01?00?21101120201?01100  
?????2??0?00??0

Clevosaurus\_mcgilli

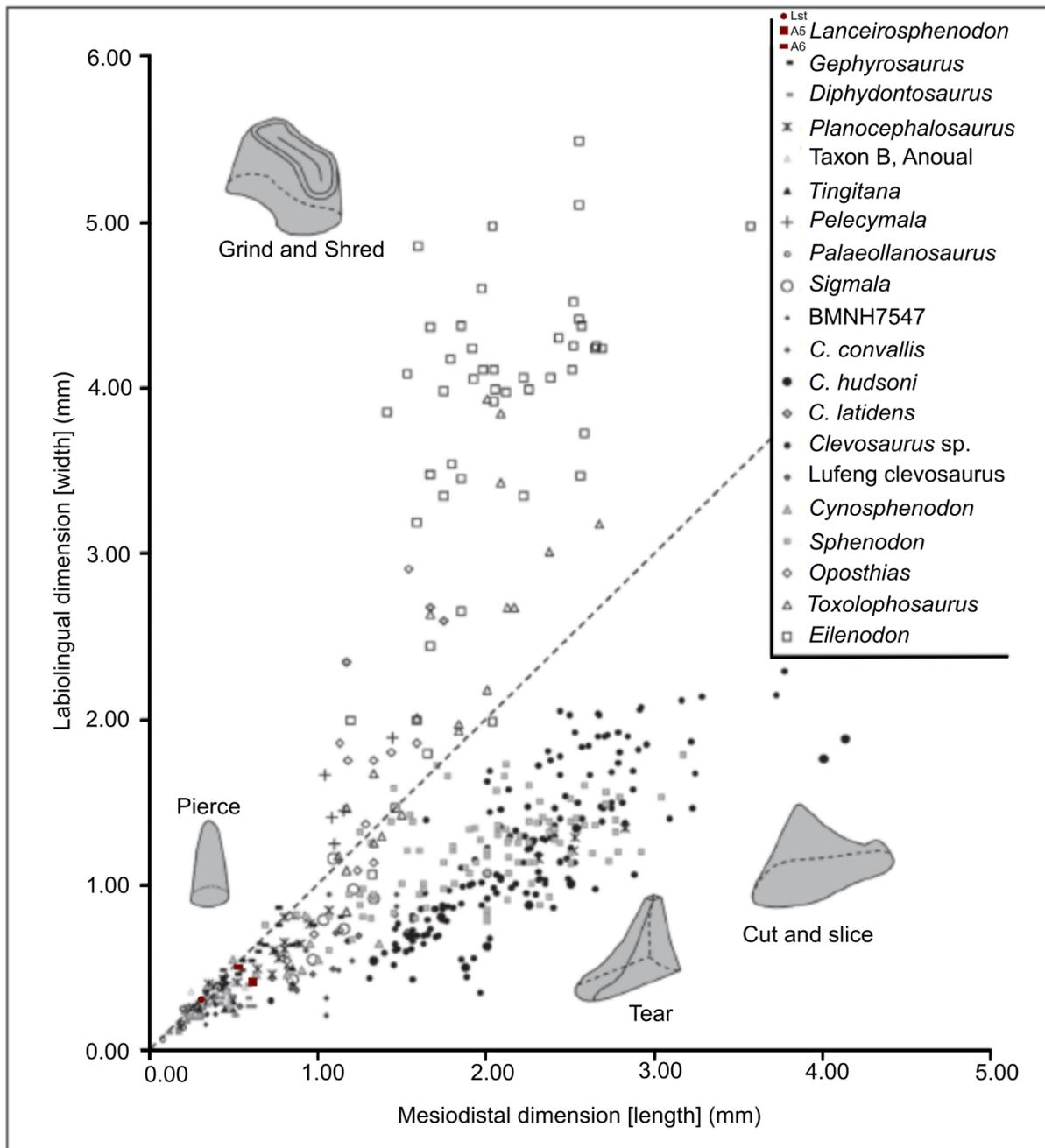
2011111110100?00001212101010001?1?01?001211?10212?11011?0?  
?????????002?0

Clevosaurus\_wangi

1?11111110?00?00001202111??0001????011?1211?10??201?001?0?  
?????????002?0

#### 4. Additional plot of teeth.

We include the teeth of *Lanceirosphenodon ferigoloi* in the data plotted by Jones (2009) for testing tooth shape. The data for *L. ferigoloi* includes the last posterior successional tooth (Lst), and the two last additional teeth (A5 and A6).



**Figure S3.** Dimensions of the dentary tooth base in Rynchocephalia. Dashed line represents values of equal width and length. Diagrammatic representations of right dentary teeth in posterolateral view are positioned near their respective data points. Taken and modified from Jones (2009).

## 5. References.

- APESTEGUÍA, S. and CARBADILLO, J. A. 2014. New eilenodontine (Lepidosauria, Sphenodontidae) from the Lower Cretaceous of central Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **34**, (2), 303-317.
- BEVER, G.S. and NORELL, M.A. 2017. A new rhynchocephalian (Reptilia: Lepidosauria) from the Late Jurassic of Solnhofen (Germany) and the origin of the marine Pleurosauridae. *Royal Society Open Science*, **4**:170570. doi:10.1098/rsos.170570
- HERRERA-FLORES, J.A., STUBBS, T.L., ELSLER, A. and BENTON M.J. 2018. Taxonomic reassessment of *Clevosaurus latidens* Fraser, 1993 (Lepidosauria, Rhynchocephalia) and rhynchocephalian phylogeny based on parsimony and Bayesian inference. *Journal of Paleontology*, 1-9. doi: 10.1017/jpa.2017.136
- JONES, M.E.H. 2009. Dentary tooth shape in *Sphenodon* and its fossil Relatives (Diapsida:Lepidosauria: Rhynchocephalia). 9-15 . In KOPPE T; MEYER, G ALT, K.W. (Ed). *Comparative dental morphology, front Oral Biol. Basel*,**13**, Karger.
- Reynoso, V.H. A Middle Jurassic *Sphenodon*-like sphenodontian (Diapsida: Lepidosauria) from Huizachal canyon, Tamaulipas, México. **Journal of Vertebrate Paleontology**. v.16, p.210-221, 1996.

## ARTIGO 3

**To be or not to be: The hidden side of *Cargninia enigmatica* and other puzzling remains of *Lepidosauromorpha* from the Upper Triassic of Brazil**PAULO R. ROMO DE VIVAR, AGUSTÍN G. MARTINELLI, PEDRO HENRIQUE  
M. FONSECA, MARINA BENTO SOARES inglês ▾ > português ▾ [Traduzir mensagem](#)[Desativar para: inglês](#) ×

RE: Manuscript No. JVP-2019-0029

Dear Mr. Romo de Vivar Martínez:

We have received your manuscript entitled "To be or not to be: The hidden side of *Cargninia enigmatica* and other puzzling remains of *Lepidosauromorpha* from the Upper Triassic of Brazil" in our Editorial Office, and it is presently being given full consideration for publication in *Journal of Vertebrate Paleontology*. A copy of this email has also been sent to all co-authors, who according to system records are: Romo de Vivar Martínez, Paulo R.; Martinelli, Agustin; Fonseca, Pedro Henrique; Soares, Marina.

Please refer to the above manuscript number in all future correspondence. If there are any corrections to your postal address or e-mail address, please let us know or log into ManuscriptCentral to update your profile.

Please note that the author is responsible for obtaining written permission from all persons cited as 'pers. comm.' in JVP manuscripts.

If any of the co-authors does not receive a copy of this email, it might be because incorrect contact information is entered in the database. Please let us know if you learn of such a situation.

Thank you for submitting your interesting work. We will be in touch with you in due course concerning the acceptability of your manuscript for publication in JVP.

Sincerely,

Sent automatically by ScholarOne on behalf of:  
Receiving Editor,  
*Journal of Vertebrate Paleontology*

Ativar o Windows  
Acesse as configurações do computador  
ativar o Windows.

**ARTIGO 3**

To be or not to be: The hidden side of *Cargninia enigmatica* and other puzzling remains of Lepidosauromorpha from the Upper Triassic of Brazil

PAULO R. ROMO DE VIVAR,<sup>\*,1</sup> AGUSTÍN G. MARTINELLI,<sup>2</sup> PEDRO HENRIQUE M. FONSECA,<sup>1</sup> and MARINA BENTO SOARES<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento Gonçalves, 9500 Agronomia, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, CEP 91501-970, Brazil, paulo.rorvm@gmail.com;

<sup>2</sup>CONICET-Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', Av. Ángel Gallardo 470, Buenos Aires, C1405DJR, Argentina, agustin\_martinelli@yahoo.com.ar;

<sup>3</sup>Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento Gonçalves, 9500 Agronomia, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, CEP 91501-970, Brazil, marina.soares@ufrgs.br

\*Corresponding author.

RH: ROMO DE VIVAR ET AL.—TRIASSIC LEPIDOSAUROMORPHA FROM BRAZIL

ABSTRACT—In this contribution, we re-describe the holotype (i.e., the posterior fragment of a left dentary with dentition) of *Cargninia enigmatica* from the *Riograndia* Assemblage Zone, Candelária Sequence, Santa Maria Supersequence (Upper Triassic, Brazil), originally considered a member of the Lepidosauria. Moreover, two other specimens of lepidosauromorphs from the same locality are described and compared. The broad comparisons suggest that *C. enigmatica* possesses a unique combination of features, but several key features are widely distributed among basal non-rhynchocephalian lepidosauromorphs and kuenhesaurids. Thus, two possible scenarios can be proposed: (1) *Cargninia* is a basal non-lepidosaurian lepidosauromorph, or (2) it is a basal Lepidosauria. The others specimens are a portion of a right maxilla with teeth (in two fragments) and a fragment of a dentary with teeth. The first specimen is identified as an indeterminate lepidosauromorph because the maxilla cannot be directly compared with the holotype of *C. enigmatica* and it is difficult to evaluate if the differences in the dentition (upper versus lower teeth) are the result of intra- or interspecific variation. The dentary, on the other hand, is tentatively referred to *C. enigmatica*. These specimens together add new clues to understanding the early evolution of Lepidosauromorpha.

## INTRODUCTION

Lepidosauromorpha includes the clade Lepidosauria (Rhynchocephalia and Squamata) plus numerous stem taxa and is the sister group of Archosauromorpha (Archosauria plus stem taxa) within the Diapsida clade (Gauthier et al., 1988; Evans, 2003; Evans and Jones, 2010). Current members

of Lepidosauromorpha are only represented by lepidosaurians, a large and highly diverse group with up to 10,418 living species, which makes it the most speciose group of living reptiles, not considering Aves. Among lepidosaurians, only one current species, *Sphenodon punctatus*, belongs to the clade Rhynchocephalia (Uetz, 2010; Uetz and Hosek, 2018).

For a long time, the origin and diversification of the Lepidosauria was considered to have occurred in the Triassic, after the Permian Mass Extinction. However, recent studies and new discoveries have shown that this lineage appeared during the Permian and diversified during the Triassic (Jones et al., 2013; Simões et al., 2018). For example, the record of Permian Archosauromorpha suggests that the split between it and Lepidosauromorpha took place at the end of the Paleozoic (e.g., Ezcurra, 2014). Moreover, different analyses based on molecular-clock data or a combination of information (morphological and molecular data) have estimated that the Lepidosauria originated by the Middle Permian (Jones et al., 2013; Simões et al., 2018), and even the origin of the Squamata has been estimated to be around 257 Ma, near to the Permian/Triassic boundary (Simões et al., 2018). Nonetheless, the oldest fossil record of an indisputable lepidosauromorph comes from the Lower Triassic, namely *Sophineta cracoviensis* Evans and Borsuk-Białynicka, 2009; there are also other additional records, the taxonomic identities of which have changed with new discoveries and analyses (Table 1).

The Late Triassic fossil record of South America is fairly well documented in rocks from Brazil and Argentina. Particularly in Brazil, it includes procolophonians (e.g., Cisneros and Schultz, 2003; Cisneros et al., 2004), several groups of archosauromorphs, including dinosaurs (e.g., Bonaparte et

al., 1999, 2010; Langer et al., 2007, 2018; Cabreira et al., 2011, 2016), dicynodont and cynodont therapsids (Araujo and Gonzaga, 1980; Bonaparte et al., 2005, 2010; Martinelli et al., 2005, 2017; Abdala and Riberio, 2010; Soares et al., 2011, 2014; Martinelli and Soares, 2016), sphenodontians (Bonaparte and Sues, 2006; Romo de Vivar et al., submitted) and a putative occurrence of a non-sphenodontian lepidosauriform named *Cargninia enigmatica* (Bonaparte et al., 2010). Throughout the Mesozoic, the fossil record of non-rhynchocephalian lepidosauromorphs is relatively scarce in Gondwana (Evans, 2003; see Table 1). This is due, in part, to sparse collection efforts and/or taphonomic bias (Evans, 2003). *Cargninia enigmatica* represents the oldest member of Lepidosauromorpha for South America (see Table 1), the rest of the known fossil occurrences being represented by Squamates, which are all confined to the Cretaceous (e.g., Estes and Price, 1973; Bomfim-Junior and Marques, 1997; Evans and Yabumoto, 1998; Candeiro et al., 2009; Nava and Martinelli, 2011; Simões et al., 2015a, 2015b).

*Cargninia enigmatica* is based on a fragmentary lower jaw with a few teeth, discovered within a diverse and exquisitely preserved fossil assemblage from the Linha São Luiz outcrop, Faxinal do Soturno municipality, state of Rio Grande do Sul, Brazil (Bonaparte et al., 2010). These layers are referred to the *Riograndia* Assemblage Zone (Norian in age) of the Candelária Sequence (Santa Maria Supersequence; Horn et al., 2014; Langer et al., 2018). In addition to *Cargninia*, the Linha São Luiz outcrop has produced the procolophonian *Soturnia caliodon* (Cisneros and Schultz, 2003); the sphenodontians *Clevosaurus brasiliensis* (Bonaparte and Sues, 2006) and a new taxon (Romo de Vivar et al., submitted); an archosaur of uncertain affinities *Faxinalipterus*

*minima* (Bonaparte et al., 2010; Soares et al., 2013); the dinosaur *Guaibasaurus candelariensis* (Bonaparte et al., 1999); and the probainognathian cynodonts *Brasilodon quadrangularis*, *Brasilitherium riograndensis*, *Minicynodon maieri*, *Riograndia guaibensis*, and *Irajatherium hernandezi* (e.g., Bonaparte et al., 2001, 2003, 2005, 2012; Martinelli et al., 2005; Oliveira et al., 2011; Soares et al., 2011).

In this contribution, the holotype specimen of *Cargninia enigmatica* is re-described based on further preparation of the material and compared with several taxa. Moreover, other specimens of lepidosauromorphs from the same locality are described and compared, enlarging the fossil record of these enigmatic Late Triassic animals.

**Institutional Abbreviations—UFRGS-PV-T**, Laboratório de Paleontologia de Vertebrados, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Triassic Collection, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil.

## MATERIAL AND METHODS

The holotype of *Cargninia enigmatica* UFRGS-PV-1027-T was collected in 2005 from the Linha São Luiz outcrop (Faxinal do Soturno) and cataloged at the Laboratório de Paleontologia de Vertebrados of the Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). It was further prepared for this contribution, revealing features of the lingual side of the dentary and dentition that were unavailable in the original description (i.e., Bonaparte et al., 2010). Moreover, further preparation of specimens collected in 2000–2005 from the same locality

has resulted in the discovery of other lepidosauromorph specimens, UFRGS-PV-0743-T and UFRGS-PV-0819-T. Photographs of the specimens were taken using an EOS Rebel T3i digital camera with a Sigma EX DG macro lens. The images were edited with the software Inkscape 0.91 and GIMP 2.8. In addition, the specimen UFRGS-PV-0819a-T was scanned in the Scan Sky Machine at the Laboratório de Sedimentologia e Petrologia (LASEPE) of the Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS), Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil. The micro-computed tomography ( $\mu$ CT) images were processed with AVIZO 7.1.

Owing to the incompleteness of the holotype of *Cargninia enigmatica*, inclusion in phylogenetic analyses has resulted in very few scored data, hampering reliable results. For this reason, we compiled a list of characters taken from different phylogenetic analyses (see Table S1 in the Supplemental Data) for comparison purposes. In Table 2, the characters we consider informative for *Cargninia enigmatica* are detailed. In different analyses, characters were coded differently for the same taxa; hence, we have revised these data.

## SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

LEPIDOSAUFOMORPHA Gauthier, 1984 (sensu Gauthier et al., 1988)

*CARGNINIA ENIGMATICA* Bonaparte, Schultz, Soares, and Martinelli,

2010

(Figs. 1C–E, 2, 3)

**Holotype**—UFRGS-PV-1027-T, posterior portion of left dentary with five preserved teeth (see remarks and description).

**Horizon and Locality**—Linha São Luiz outcrop (29°33'45" S – 53°26'48" W), located about 1.5 km northwest of Faxinal do Soturno city, Rio Grande do Sul State, southern Brazil (Fig. 1A). This outcrop belongs to the top of the Candelária Sequence, Santa Maria Supersequence, interpreted as a fluvial/deltaic depositional environment (Horn et al., 2014), and its fossil content is assigned to the *Riograndia* Assemblage Zone (AZ) (Soares et al., 2011). The age is considered to be Norian, based on recent radiometric dating (zircon U–Pb analyses) giving a maximum depositional age of  $225.42 \pm 0.37$  Ma (Langer et al., 2018) (Fig. 1B).

**Revised diagnosis**—Small lepidosauromorph differing from all other Lepidosauromorpha in having the following combination of features: slender dentary with straight ventral margin; homodont dentition with low-crowed teeth in relation to dentary height; pleuroacrodont dentition in which more posterior teeth have an apicolingual position; replacement pits in lingual side of teeth; absence of mandibular foramina in posterior region; coronoid process with a posterodorsal extension, slightly projected laterally; separation between coronoid process and posterior process of dentary by means of surangular foramen; continuation of subdental shelf posteriorly beyond last tooth.

**Remarks**—Bonaparte et al. (2010) briefly described the holotype specimen, which, at that time, had the lingual side of the dentary resting on the sandstone matrix, precluding access to several features (e.g., tooth attachment). An old photograph (ca. 2004) of the specimen before its publication is here included (Fig. 1C, E). It was partially prepared at that time,

preserving part of the mid portion of the dentary and dentition, which was subsequently broken off due to the fragility of the fossil. This photograph is also used to discuss some of the features that are no longer available for observation.

## Description

**Dentary**—The holotype of *Cargninia enigmatica* (UFRGS-PV-1027-T) is the posterior portion of a left dentary with five preserved teeth and the space for another tooth between the second and third preserved teeth (Fig. 2). However, the dentary originally had 11 teeth and two or three loci for broken/shed teeth before its preparation (see Fig. 1C, E) and was almost twice its current preserved length (around 8 mm long and 1.11 mm high in the anterior-most region) (Fig. 1C, E). Bonaparte et al. (2010:234) mentioned that the preserved portion of the dentary corresponded to more than half of its original length (see Fig. 1D).

As currently preserved, the dentary is 5.43 mm long; the highest point anteriorly is 1.38 mm and posteriorly 1.85 mm. Bonaparte et al. (2010) estimated there were around 12 to 13 teeth in the complete dentary. However, considering the photographic evidence of up to 14 tooth positions before its final preparation (Fig. 1C) and the lack of the anterior-most portion of the dentary, it is more accurate to consider that *Cargninia* had more than 20 dentary teeth (contra Bonaparte et al., 2010). The dentary is slender and relatively high, with a straight ventral margin along the section below the tooth row. Level with the posterior-most tooth, the dorsal alveolar edge curves slightly dorsally. The dentary is highest in its posterior region, and decreases anteriorly until the

penultimate tooth, where it maintains a regular height.

In lateral view, the coronoid process is large, with a posterodorsal extension, slightly laterally projected (Fig. 1C, E). It is separated from the posterior process of the dentary by the surangular foramen, which forms a U-shaped notch. This feature is better seen in the old photograph (Fig. 1C). Along the dentary, mental foramina are not observable in the preserved region. Based on the old photograph (Fig. 1C, E), a large mental foramen appears to be present near the tooth-bearing edge of the dentary below the sixth originally preserved tooth.

In medial view, the subdental shelf is conspicuous and its ridge continues posteriorly beyond the level of the last tooth. In the posterior region, between the dorsal border of the dentary and the subdental shelf, there is a facet that could correspond to the articular facet of the anteromedial process of the coronoid bone.

**Dentition**—The preserved teeth are homodont, with finger-like crowns that are closely spaced. They have low crowns in relation to the height of the dentary (Table 3) and are slightly labiolingually compressed. The crown apices of the teeth are very slightly keeled. Unfortunately, the teeth are not as well preserved as in the new specimens described below. The mesiodistal length of the crowns varies from 0.26 mm to 0.40 mm, and the height varies from 0.27 to 0.6 mm (Table 3). The teeth are positioned apicolingually in relation to the apex of the labial wall of the dentary (in medial view), with the posterior tooth occupying an apical position, and the other teeth a more lingual position the more anterior they are. The penultimate tooth shows a certain degree of

ankylosis of its base with the adjacent tooth. Therefore, we consider that *C. enigmatica* has a pleuroacrodont dentition. There is no clear evidence of crown wear, but possibly a flat surface on the mesial tip of the first preserved tooth indicates a wear surface (Fig. 3A, B).

In lingual view, three replacement pits, in different stage of development, are seen at the base of the tooth crowns. The pits are located in the second, third, and fourth preserved teeth. The first and second pits are circular in shape, whereas the last pit is considerably larger and irregularly shaped. This last pit has a diminutive tooth crown inside the crypt that apparently erupts in an apical direction, showing a dental replacement possibly similar to the iguanian type (see Bertin et al., 2018).

## Comparisons

When *Cargninia enigmatica* was described, Bonaparte et al. (2010) considered the Kuehneosauridae as part of Lepidosauria (although they did not specify it, it is implicit in the logic of their comparisons between *Cargninia* and this group). The authors pointed out the anatomical similarities of *Cargninia* to members of the Kuehneosauridae, such as *Kuehneosaurus* and *Icarosaurus*, and even some features included in the diagnosis of *Cargninia* are used to highlight its differences from these two genera. The original comparison with Kuehneosauridae is described by Bonaparte et al. (2010:235) as follows: “The characters of this dentary differ markedly from *Kuehneosaurus* sp. (Colbert, 1970, fig. 8) in being proportionally lower and with proportionally larger teeth in the English genus. But they resemble, in the proportions of the dentary and its teeth, *Icarosaurus* of the Late Triassic of New Jersey (USA), described by that

author. The description of the implantation of the teeth of *Icarosaurus* basically coincides with the characters present in the dentary of *Cargninia*. However, these characters alone cannot identify the Brazilian taxon as *Icarosaurus*. Despite Colbert (1970) mentioning a 'subpleurodont' dentition for *Icarosaurus*, Bonaparte et al. (2010) described the dentition of *Cargninia* as probably 'subacrodont' (although at that time the lingual view of the dentary was unavailable). These two terms for dental implantation are liable to cause confusion. Different authors have used them as subtypes of pleurodont dentition; others have used subacrodont as a synonym of pleuroacrodont (e.g., Wild, 1973 cited in Montani, 1997); whereas others have used these terms to refer to a mixture of features related to tooth implantation and replacement (Smith, 1958; Auge, 1997; Montani, 1997; Bertin et al., 2018). The term 'subacrodont' used by Bonaparte et al. (2010) to compare *Cargninia* with *Icarosaurus* is probably related to a subtype of pleurodont.

*Cargninia enigmatica* shares with kuehneosaurids and non-lepidosaurian lepidosauromorphs a slender dentary with homodont dentition (sub-conical teeth with a few minor differences). However, the ratio of tooth height to dentary height is conspicuously different. In *C. enigmatica*, the teeth are shorter in relation to the dentary, which is deeper than in others non-lepidosaurian lepidosauromorphs and kuehneosaurids (e.g., *Pamelina polonica*, *Sophineta cracoviensis*, *Fraxinisaura rozynekae*, and *Marmoretta oxoniensis*).

In comparison to *Pamelina polonica* and other kuehneosaurids from the Lower Triassic of Poland, the teeth of *C. enigmatica* are more cylindrical; the teeth of *P. polonica*, in labial view, are slightly triangular and have a slight curvature (Evans, 2009:figs. 2, 18).

*Cargninia enigmatica* shares with *Sophineta cracoviensis*, a small lepidosauromorph from the Lower Triassic of Poland considered a sister taxon of Lepidosauria (Evans and Borsuk-Białynicka, 2009), the presence of ankylosis of the base of the teeth, lingual replacement pits, the extension of the subdental shelf posteriorly beyond the last tooth, and slightly keeled tips to the tooth crowns. However, *S. cracoviensis* differs from *Cargninia* in having mandibular foramina distributed along the entire dentary. In the latter they are less numerous (i.e., apparently only one foramen based on the old photograph; Fig. 1C). The tooth crown apices in *S. cracoviensis* are more acute, whereas in *C. enigmatica* the teeth are more transversely compressed. Also, in both taxa the crown apex is more compressed than the crown base. Although both taxa have replacement pits, in *C. enigmatica* they are wider, occupying almost the whole tooth base, whereas in *S. cracoviensis* the pits are very small (Evans and Borsuk-Białynicka, 2009:fig. 8).

In comparison to *Fraxinisaura rozynekae*, a small lepidosauromorph from the Middle Triassic of Germany (Schoch and Sues, 2018), the main difference is related to the dentition. *Fraxinisaura rozynekae* has tooth crowns with striations and they are slightly curved backward (Schoch and Sues, 2018). Both features are absent in *C. enigmatica* as well as in other non-lepidosaurian lepidosauromorphs. Apart from the distinct dental morphology, these two taxa share a lateral extension of the coronoid process (see Schoch and Sues, 2018), which is absent or very short in *P. polonica* and *S. cracoviensis* (see Evans, 2009:figs. 2, 18; Evans and Borsuk-Białynicka, 2009:fig. 8).

*Marmoretta oxoniensis*, a small lepidosauromorph from the Middle Jurassic of England (Evans, 1991) considered the sister taxon of Lepidosauria

or a stem Squamata (see Table 1), has a subdental shelf that does not extend posteriorly but instead bears a clear facet for the coronoid bone, differing from the condition of *Cargninia*. As a plesiomorphic trait, they share wide replacement pits at the base of the tooth (Evans, 1991:fig. 14).

*Cargninia enigmatica* and *Gueragama sulamericana*, an acrodont lizard from the lower Upper Cretaceous of Brazil, share a set of features that are also seen in other stem acrodontans (sensu Simões et al., 2015b). These features are: pleuroacrodont posterior marginal teeth, lingual replacement pits, posterior tooth ankylosis to the lingual dentary wall, and a posterior process separated by a small gap from the coronoid process (Simões et al., 2015b: see Table 1). However, the dentary of *C. enigmatica* is more slender than in *G. sulamericana*; the teeth in *G. sulamericana* are more closely packed than in *C. enigmatica*; the coronoid process in *G. sulamericana* is dorsal and posteriorly expanded, whereas in *C. enigmatica* it is smaller and laterally expanded; and in *C. enigmatica* the subdental shelf continues beyond the level of the last tooth.

*Cargninia enigmatica* shares with some rhynchocephalians a pleuroacrodont dentition and the presence of ankylosis of the base of the teeth; however, full acrodonty is the main feature distributed within the group. Among basal rhynchocephalians, *Gephyrosaurus*, from the Lower Jurassic of Wales (Evans, 1980), is the one that bears the strongest resemblance to *C. enigmatica*. *Gephyrosaurus* is considered the sister taxon of all other rhynchocephalians (Gauthier et al., 1988; Evans and Jones, 2010). Although the two taxa have a pleuroacrodont dentition, *Gephyrosaurus* differs from *Cargninia* in having the posterior dentition placed in a more labial position,

conspicuously heterodont dentition, and a subdental shelf that does not continue backward of the last tooth.

The features present in *C. enigmatica* are distributed among the different groups of Lepidosauromorpha (see Table 2) and with kuehneosaurids, which are considered either as non-lepidosauromorphan neodiapsids or as basal lepidosauromorphs. The type of dental implantation exhibited by *C. enigmatica* is an interesting feature because it is shared by some groups of Lepidosauria but not with non-lepidosaurian lepidosauromorphs (see Table 2).

The comparisons made suggest that *C. enigmatica* possesses a unique combination of features (detailed in the diagnosis) that allow its validation as a unique taxon, as originally proposed by Bonaparte et al. (2010). Unfortunately, the holotype is extremely fragmentary, making it difficult to assess its phylogenetic position and precluding broader comparisons. However, it is possible to affirm that *Cargninia* shares more similarities with non-rhychocephalian lepidosauromorphs than with other groups, and it constitutes a conspicuous element of the Late Triassic paleocommunity of southern Brazil.

LEPIDOSAUIROMORPHA Gauthier, 1984 (sensu Gauthier et al., 1988)

cf. *CARGNINIA ENIGMATICA* Bonaparte, Schultz, Soares, and

Martinelli, 2010

(Fig. 4)

**Referred Material**—UFRGS-PV-0743-T, a medial, probably left, fragment of a dentary with teeth.

**Horizon and Locality**—The same as the holotype of *Cargninia enigmatica* (see above).

### **Description**

The specimen UFRGS-PV-0743-T is a fragment of the middle portion of a dentary that is only exposed in lateral view (the medial side is not accessible). The dentary contains six complete teeth and one crown fragment (Fig. 4). Its length is 2.06 mm; the shortest dorsoventral point is 0.67 mm and the highest is 0.75 mm. The highest point possibly corresponds to the posterior region of the dentary. In addition, in this region a subtle migration toward a more apical position of the teeth is observed. Hence, both features suggest that it is a left dentary. Mandibular foramina are not seen in this specimen, like in the holotype of *C. enigmatica*, which apparently has only one (Fig. 1E). Under a stereoscopic microscope with a powerful light it is possible to observe part of the coronal section of the posterior portion, evidencing the presence of a subdental shelf. Moreover, because of its transparency, a small part of the crown of the teeth can be seen resting on the medial margin of dentary, suggesting a weakly pleurodont implantation. However, it also appears in lateral view that the teeth migrate to a more apical position in an ‘anterior–posterior’ direction, likely indicating that the specimen has a pleuroacrodont dentition.

The preserved teeth are homodont, with finger-like crowns that are closely spaced. The crowns are short in relation to the height of the dentary and slightly labiolingually compressed. The crown apex of each tooth is slightly keeled (Fig. 4). Although the dentition is poorly preserved in UFRGS-PV-0743-T, it is similar to that of the holotype of *C. enigmatica*. In both, the crowns are

low, but in the former they are taller than in the latter. However, the ratio between the base width and height of the crowns is very similar, which may indicate that the difference is related to the analyzed portion of each preserved dentary or due to ontogenetic variation.

Owing to the resemblance in the shape of the dentary and the teeth, and that the specimen comes from the same locality and has the same stratigraphic provenance as *C. enigmatica*, we refer the specimen UFRGS-PV-0743-T to cf. *Cargninia enigmatica*.

LEPIDOSAUIROMORPHA Gauthier, 1984 (sensu Gauthier et al., 1988)

gen. et sp. indet.

(Figs. 5, 6)

**Referred Material**—UFRGS-PV-0819-T, two fragments of maxillae found in the same small block, one above the other (Fig. 5). The first prepared maxillary fragment was numbered UFRGS-PV-0819a-T, and is the posterior to medial part of a right maxilla, and the other, UFRGS-PV-0819b-T, is the anterior part.

**Horizon and Locality**—The same as the holotype of *Cargninia enigmatica* (see above).

**Remarks**—The association of UFRGS-PV-0819a-T and UFRGS-PV-0819b-T is shown in Figure 5A. Both are interpreted as lying on the same side and belonging to the same individual (see Fig. 5E). Photographs of both specimens were assembled in lateral view based on their proximity in the

sandstone block and the exhibited anatomical correspondence between them (Fig. 5E). Hence, we consider both specimens are part of the same maxilla.

### **Description**

**Maxilla**—Specimen UFRGS-PV-0819a-T consists of a fragment of maxilla with nine teeth (Fig. 5A, B), and is interpreted as representing the middle to part of the posterior portion of the bone. However, the anterior, posterior, and anterodorsal borders are broken off, hampering visualization of the real shape of the bone in lateral view. One portion of the posterodorsal border of the bone is interpreted to represent part of the orbital rim (Fig. 5). The specimen UFRGS-PV-0819b-T consists of an anterior maxillary fragment with eight teeth, preserving the premaxillary process of the maxilla.

The premaxillary process of the maxilla is almost complete and relatively tall, with a slightly elevated sigmoidal edge that could correspond to part of the narial edge and the facet for the premaxilla. This portion of the maxilla is mostly dorsoventrally convex.

There are five foramina in the facial process of the maxilla, probably for exits of the cranial nerve V. The largest is located in the anterior portion of the maxilla, below the level of the fourth and fifth teeth. The foramina are of different sizes, and with the exception of the most posterior one, which is placed near the tooth-bearing edge of the maxilla, the others are aligned anteroposteriorly (Fig. 5). The external surface of the maxilla is not sculptured.

Micro-CT images of UFRGS-PV-0819a-T permitted the observation of the palatal shelf (Figs. 6, 7). It is well developed and slightly dorsomedially

projected. Also, part of the opening for the superior alveolar canal, bearing some foramina, could be observed (Fig. 6).

**Dentition**—Both fragments of maxilla together contain 17 teeth (Fig. 5E). They are homodont, with chisel-like crowns that are closely spaced. The crown apices in lateral view are isosceles triangle shaped. The mesiodistal length varies from 0.14 mm to 0.21 mm, and the height of the crown varies from 22 mm to 55 mm (in lateral view). The teeth increase in size posteriorly and slightly change their orientation along the tooth row: the anterior teeth are slightly anteroventrally projected, the middle ones are mostly vertical, and the posterior ones are slightly posteroventrally inclined (Fig. 5). There is no evidence of crown wear. Considering both portions as part of the same maxilla, it is possibly to infer the presence of up to 20 or more maxillary teeth, of similar morphology.

Based on the  $\mu$ CT images (Figs. 6, 7), UFRGS-PV-0819a-T shows a pleurodont tooth implantation in its most anterior region. This is inferred by the fact that one portion of the labial surface of each tooth is placed on the lingual side of the maxilla, with the presence of bone attachment (sensu Bertin et al., 2018). In the middle portion of UFRGS-PV-0819a-T, the teeth have a more apical position and only a small portion of the labial side of each tooth is placed on the lingual side of the maxilla (Fig. 7). In this region, the lingual base of the teeth has a clear attachment to the bone (sensu Bertin et al., 2018). Finally, the most posterior teeth are placed in a more labial position in relation to the middle teeth, and more apically placed in relation to the anterior teeth, having a small portion of their labial side set on the lingual side of the maxilla. This portion is larger than in the middle teeth, but smaller than in anterior ones. Also, the

posterior teeth have a considerable amount of bone attachment on their lingual sides (sensu Bertin et al., 2018). The presence of bone attachment in different proportions along the maxilla suggests different stages of mineralization along the tooth row, and is indicative of ankylosis attachment. Although pleurodont implantation is evident in UFRGS-PV-0819a-T, the aforementioned ankylosis and the presence of some teeth with a more apical position suggest a pleuroacrodont implantation.

Resorption pits are seen at the base of the teeth (Figs. 6, 7); they are circular in shape, relatively small, and of regular size. They are apparently present in almost all tooth positions. However, replacement teeth are not clearly evident inside the crypts. We tentatively identify the presence of two small replacement tooth crowns in alternate positions, labeled as rto? in Figure 6. Between the teeth in ventral view there are 'pits' on the palatal shelf, which are not in contact with the pulp cavity of the teeth and it is not clear if they are replacement pits.

## Comparisons

UFRGS-PV-0819-T differs from *Pamelina polonica* in the shape of the premaxillary process of the maxilla: *P. polonica* has a triangular-shaped process with a rounded anterodorsal border and a conspicuous opening of the superior alveolar canal in the anterior-most region, above the level of the anterior teeth (Evans, 2009). In contrast, UFRGS-PV-0819-T has a rectangular-shaped premaxillary process of the maxilla, with a slightly sinuous anterior border, forming an elevated rim. Also, the foramen is placed in a more posterior position, above the level of the fourth and fifth teeth, in comparison to *Pamelina*.

With respect to the shape of the teeth, in *P. polonica* they are more conical and implanted by their circular bases into a shallow groove on the alveolar margin; in UFRGS-PV-0819-T, the teeth are columnar with a pleuroacrodont implantation. The replacement pits in *P. polonica* are larger (in relation to the size of the teeth) and more irregular in shape than in UFRGS-PV-0819-T.

*Sophineta cracoviensis* has a low premaxillary process of the maxilla, with a strongly concave anterior border delimiting the posterior narial rim (Evans and Borsuk-Białynicka, 2009), differing from the condition in UFRGS-PV-0819-T. Also, the anterior-most foramen is more anteriorly placed in *Sophineta* than in UFRGS-PV-0819-T. The teeth in *S. cracoviensis* are more conical and larger, whereas they are columnar and smaller in UFRGS-PV-0819-T. *Sophineta cracoviensis* has a pleurodont tooth implantation, whereas in UFRGS-PV-0819-T it is pleuroacrodont. The replacement pits in the holotype of *S. cracoviensis* (a right maxilla) are larger (in relation to the size of the teeth) than in UFRGS-PV-0819-T. However, in the referred dentary and fragment of maxilla of *S. cracoviensis*, the replacement pits are very similar to those observed in UFRGS-PV-0819a-T. Such differences can be related to the distinct ontogenetic stages of the aforementioned specimens.

UFRGS-PV-0819-T differs from *Fraxinisaura rozynekae* in the shape of the premaxillary process of the maxilla, which is very long and low in the latter taxon (Schoch and Sues, 2018). The teeth of *F. rozynekae* are larger, with the crowns more curved posteriorly than in the Brazilian specimen. Also, the crowns of *F. rozynekae* have a striated surface, differing from the smooth crowns of UFRGS-PV-0819-T.

*Marmoretta oxoniensis* differs from UFRGS-PV-0819-T in having a long and acute premaxillary process of the maxilla. *Marmoretta* also has what appears to be a heterodont dentition, with rounded and triangular-shaped teeth (based on the published reconstructions; Evans, 1991). The replacement pits of *Marmoretta* are considerably larger than in the Brazilian material.

*Gephyrosaurus* shares with UFRGS-PV-0819-T the circular and small replacement pits, and the shape of the apexes of the crowns in lateral view, defining a probable isosceles triangle shape. However, *Gephyrosaurus* has an anteriorly concave anterior border of the premaxillary process of the maxilla. UFRGS-PV-0819-T is also similar to *Diphydontosaurus* in having circular and small replacement pits; however, in the latter taxon they change considerably in size among tooth positions. *Diphydontosaurus* has curved and taller teeth in comparison to UFRGS-PV-0819-T, with a conspicuous heterodonty.

UFRGS-PV-0819-T is not referred to *C. enigmatica* owing to the lack of homologous elements with which to compare it and the presence of some differences in the dentition, although the comparison is between upper against lower elements. The ratio between the width (base) and height of the crowns in lateral view indicates taller maxillary teeth in UFRGS-PV-0819-T in comparison to the dentary teeth of *C. enigmatica*. However, the dentary of the holotype of *C. enigmatica* probably corresponds to a larger individual than UFRGS-PV-0819-T. Another difference is seen in the apexes of the crowns, which have a chisel-like shape in UFRGS-PV-0819-T that is absent in the lower dentition of *C. enigmatica*. Likewise, in lateral view, the crown apexes of the teeth of UFRGS-PV-0819-T have an isosceles triangle shape, differing from the rounded crown apexes of *C. enigmatica*. Nevertheless, this difference could be an artifact of

wear due to taphonomic and/or manual preparation processes (for example, specimen UFRGS-PV-0743-T tentatively referred to *C. enigmatica* has crown apices with a similar shape). Finally, *C. enigmatica* has considerably larger replacement pits for the lower dentition, whereas in the upper dentition of UFRGS-PV-0819-T, they are smaller and circular.

Despite this, these differences (i.e., tooth sizes, crown shape, replacement pits) could be related to different ontogenetic stages, taphonomic processes, and the lack of comparable homologous elements. As a consequence, UFRGS-PV-0819-T is considered only as indeterminate, and whether or not it belongs to *C. enigmatica* will only be properly resolved when further specimens are found that can elucidate the taxonomic affinities of this lepidosauromorph material from the *Riograndia* AZ.

## DISCUSSION

In the past, Lepidosauromorpha was a diverse group, with over 1,000 described extinct species (based on the Lepidosauria) (Cadwell, 2005 cited in Rage, 2013) recorded from the Early Triassic onwards. However, owing to the small and fragile nature of most fossil remains of lepidosauromorphs (only fossils that come from Lagerstätte are more or less complete), their known fossil record is relatively incomplete (see Table 1; Evans, 2003). Moreover, the morphology of these fossils is limited and sometimes poorly understood, with features widely distributed across different groups of lepidosauromorphs, obscuring the phylogenetic placement of several taxa/specimens.

The specimens here referred to Lepidosauromorpha from the Upper Triassic of Brazil fall into this category. Although they represent important occurrences for the group, they are still poorly known, with a mosaic of features that obstruct their clear phylogenetic placement. Nonetheless, the anatomy of the holotype of *Cargninia enigmatica* was here revisited with more detail added, and the other new specimens enlarge the number of occurrences of basal lepidosauromorphs while also improving knowledge of their anatomy. When comparing the material described in this paper with other Mesozoic lepidosauromorphs, mainly those from the Triassic, the Brazilian specimens are clearly observed to have a mosaic of features unique among this group.

Regardless of if the specimens described here belong to one (i.e., *Cargninia enigmatica*) or more species, each specimen exhibits a unique set of features different from any known taxa. However, owing to the fact that the new specimens are not associated, that the maxilla is not known for the holotype of *C. enigmatica*, and that there are some differences in the dentition between the specimens, it is difficult to determine if the maxilla (UFRGS-PV-0819-T) belongs to *C. enigmatica* and if the small differences are related to (1) natural variations within the same population; (2) variations related to ontogenetic stages; (3) variations between maxilla and dentary dentition; or (4) that these differences do, in fact, reflect distinct taxa.

The holotype dentary of *C. enigmatica* has several features that are widely distributed among basal non-rhynchocephalian lepidosauromorphs and kuenhesaurids. However, some features are also shared with some putative members of the two major lineages of Lepidosauria: *Gephyrosaurus* (a basal rhynchocephalian) and *Gueragama* (an acrodont squamatan). It is of interest to

emphasize that Robinson (1976) noted that rhynchocephalians and acrodont lizards show convergence in the jaws and dentition, as was observed in the Early Jurassic *Bharatagama rebbanensis* (Evans et al., 2002). This taxon was traditionally considered the oldest undisputed record of a Squamata, but more recently it was placed into Rhynchocephalia (Conrad, 2018). The combination of features in *Cargninia*, some shared with rhynchocephalians and acrodont lizards, exemplifies another case of homoplastic character distribution.

Hence, the homoplastic features and incompleteness make it difficult to determine the phylogenetic placement of *Cargninia*, and at least two possibly scenarios can be proposed: (1) *Cargninia* is a basal non-lepidosaurian lepidosauromorph, or (2) it is a basal Lepidosauria. Only more complete specimens can help in understanding the early evolution of lepidosauromorphs, and especially the phylogenetic position of *C. enigmatica*. In the same way, we can raise these two hypotheses for the maxilla UFRGS-PV-0819-T, which has as one of its peculiarities the premaxillary process. It is tall and rectangular in shape with a sinuous anterior edge, which is reminiscent of that present in some iguanids (e.g., *Iguania iguana*, *Urostrophus vautieri*, and *Leiosaurus catamarcensis*; see Porter and Witmer, 2015; WITMERLAB; see also appendix 2 of Gauthier et al., 2012), and somewhat similar to some sphenodontians (e.g., *Clevosaurus brasiliensis*, UFRGS-PV-974-T; *Sphenodon punctatus*, UFRGS-PV-82-Z), but not similar to any lepidosauromorphs from the Triassic. The aforementioned issues generate the possibility of thinking about a range of hypotheses concerning the evolution of these traits (e.g., pleuroacrodont implantation) among lepidosauromorphs. However, within the known fossil

record, the most likely hypothesis is to interpret these features as homoplastic, which have appeared more than once in the evolution of lepidosauromorphs.

The Brazilian lepidosauromorphs, with their bizarre mosaic of features, provide further evidence to consider the Triassic as the time of diversification (Jones et al., 2013; Simões et al., 2018) and not the time of the origin of this large clade, as was previously proposed (Chen and Benton, 2012). At the same time, the new fossils appear to indicate the presence of a new still poorly represented and understood lineage within this clade. The fossil assemblage from the *Riograndia* AZ at Faxinal do Soturno and other areas of Rio Grande do Sul (e.g., Candelária) are extremely important to understanding the evolutionary processes of small vertebrates, which illustrate relevant steps prior to the origin of mammals (e.g., Bonaparte et al., 2005; Soares et al., 2014), dinosaurs (e.g., Bonaparte et al., 1999, 2007; Langer et al., 2011), eusphenodontians (e.g., Hsiou et al., 2015; Romo de Vivar et al., submitted) and lepidosaurs (this paper).

## CONCLUSIONS

The re-evaluation of the holotype of *Cargninia enigmatica* permits, without doubt, the assertion that this taxon represents the oldest non-rhynchocephalian lepidosauromorph in South America. Unfortunately, the quality of the material is far from being good enough to properly address its phylogenetic placement, but two hypotheses can be drawn by comparison with several Mesozoic taxa: (1) *Cargninia* is a basal non-lepidosaurian lepidosauromorph, or (2) it is a basal Lepidosauria.

One of the difficulties in understanding the early evolution of lepidosauromorphs, in addition to the scarce and fragmented fossil record, is that several features are broadly and/or randomly distributed within the group, indicating a high degree of homoplastic traits, which generate more doubts than certainties when specimens are incomplete. Nonetheless, the importance of reporting and trying to describe them in the most thorough way allows us to add more pieces that, in a future, together with new findings, may help to better understand the early evolution of this group.

The locality of Linha São Luiz (Faxinal do Soturno, Rio Grande do Sul, Brazil) is extremely important to understanding the early evolution of Lepidosauromorpha, and it is important to continue with extensive exploration at this site and other areas, as well as to review the already collected material.

#### ACKNOWLEDGMENTS

We thank the CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Brazil) and the CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Brazil) for financial support. We thank also the crew of the PaleoVertebrate Lab UFRGS for continuous assistance and collaborative friendship. We especially thank C. L. Schultz (UFRGS) for discussions on Triassic faunas and permission to access the collection. Photographs were skillfully taken by L. F. Lopes (UFRGS). Our special gratitude to A. H. Augustin and T. Martinho of the Instituto do Petróleo e dos Recursos Naturais, PUCRS, Porto Alegre, for access to the  $\mu$ CT machine.

## LITERATURE CITED

- Abdala, F. and A.M. Ribeiro. 2010. Distribution and diversity patterns of Triassic cynodonts (Therapsida, Cynodontia) in Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 286:202–217.  
doi:10.1016/j.palaeo.2010.01.011
- Araújo D. C., and Gonzaga T. D. 1980. Uma nova especie de *Jachaleria* (Therapsida, Dicynodontia) do Triássico do Brasil. In *Actas del II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. I Congreso Latinoamericano de Paleontología*, Buenos Aires, 1980, p. 159–174.
- Auge, M. 1997. Consideration of the phylogenetic significance of acrodonty. *Herpetological Journal* 7:111–113.
- Bertin, T. J. D., B. Béatrice Thivichon-Prince, A. R. H. LeBlanc, M. W. Caldwell, and L. Viriot. 2018. Current perspectives on tooth implantation, attachment, and replacement in Amniota. *Frontier in Physiology* 9:1630.  
doi:10.3389/fphys.2018.01630.
- Bomfim-Junior F. C., and R. B. Marques. 1997. Um novo lagarto do cretáceo do Brasil (Lepidosauria, Squamata, Lacertilia-Formação Santana, Aptiano da Bacia do Araripe). *Anuário do Instituto de Geociências* 20:233–340.
- Bonaparte, J. F., and H.-D. Sues. 2006. A new species of *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Upper Triassic of Rio Grande Do Sul, Brazil. *Paleontology* 49:917–923.
- Bonaparte, J. F., J. Ferigolo, and A. M. Ribeiro. 1999. A new Early Triassic saurischian dinosaur from Rio Grande Do Sul State, Brazil; pp. 89–109 in

- Y. Tomida, T. H. Rich, and P. Vickers-Rich (eds.), Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium.
- Bonaparte, J. F., J. Ferigolo, and A. M. Ribeiro. 2001. A primitive Late Triassic “ictidosaur” from Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology* 44:623–635.
- Bonaparte, J. F., A. G. Martinelli, and C. L. Schultz. 2005. New information on *Brasilodon* and *Brasilitherium* (Cynodontia, Probainognathia) from the Late Triassic of southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 8:25–46.
- Bonaparte, J. F., M. B. Soares, and A. G. Martinelli. 2012. Discoveries in the Late Triassic of Brazil improve knowledge on the origin of mammals. *Historia Natural, Fundación Felix de Azara, Tercera Serie* 2012(2):5–30.
- Bonaparte, J. F., G. Brea, C. L. Schultz, and A. G. Martinelli. 2007. A new specimen of *Guaibasaurus candelariensis* (basal Saurischia) from the Late Triassic Caturrita Formation of southern Brazil. *Historical Biology* 19(1):73–82.
- Bonaparte, J. F., A. G. Martinelli, C. L. Schultz, and R. Rubert. 2003. The sister group of mammals: small cynodonts from the Late Triassic of southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 5:5–27.
- Bonaparte, J. F., C. L. Schultz, M. B. Soares, and A. G. Martinelli. 2010. La fauna local de Faxinal do Soturno, Triásico Tardío de Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 13(3):233–246.
- Cabreira S. F., C. L. Schultz, J. S. Bittencourt, M. B. Soares, D. C. Fortier, L. R. Silva, and M. C. Langer. 2011. New stem-sauropodomorph (Dinosauria, Saurischia) from the Triassic of Brazil. *Naturwissenschaften* 98:1035–1040.

- Cabreira S. F., A. W. A. Kellner, S. Dias-da-Silva, L. Roberto da Silva, M. Bronzati, J. C. A. Marsola, R. T. Müller, J. S. Bittencourt, B. J. Batista, T. Raugust, R. Carrilho, A. Brodt, and M. C. Langer. 2016. A unique late Triassic dinosauromorph assemblage reveals dinosaur ancestral anatomy and diet. *Current Biology* 26:3090–3095.
- Candeiro C. R. A., W. Nava, A. G. Martinelli, A. M. Forasiepi, C. A. Scanferla, and P. Muzzopappa. 2009. New lizard record (Diapsida; Lepidosauria) from the Late Cretaceous Adamantina Formation, Brazil. *Bulletin of Geosciences* 84(3):573–576.
- Chen, Z.-Q., and M. J. Benton. 2012. The timing and pattern of biotic recovery following the end-Permian mass extinction. *Nature Geoscience* 5(6):375–383.
- Cisneros, J. C. and C. L. Schultz. 2003. *Soturnia caliodon* n. g. n. sp., a procolophonid reptile from the upper Triassic of Southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 227(3):365–380.
- Cisneros J. C., R. Damiani, C. L. Schultz, Á. A. A. Da-Rosa, C. Schwanke, L. W. Neto and P. L. Aurélio. 2004. A procolophonoid reptile with temporal fenestration from the Middle Triassic of Brazil. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 271:1541–1546.
- Colbert, E. H. 1970. The Triassic gliding reptile *Icarosaurus*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 143:89–142.
- Conrad J. L. 2018. A new lizard (Squamata) was the last meal of *Compsognathus* (Theropoda: Dinosauria) and is a holotype in a holotype. *Zoological Journal of the Linnean Society* 183:584–634.

- Evans, S. E. 1980. The skull of a new eosuchian reptile from the Lower Jurassic of South Wales. *Zoological Journal of the Linnean Society* 70:203–264.
- Evans, S. E. 1991. A new lizard-like reptile (Diapsida: Lepidosauromorpha) from the Middle Jurassic of England. *Zoological Journal of the Linnean Society* 103 (4):391–412. doi:10.1111/j.1096-3642.1991.tb00910.x.
- Evans, S. E. 2003. At the feet of the dinosaurs: the early history and radiation of lizards. *Biological Review* 78(4):513–551.
- Evans, S. E. 2009. An early kuehneosaurid reptile from the Early Triassic of Poland. *Palaeontologia Polonica* 65:145–178.
- Evans S. E., G. V. R. Prasad, and B. K. Manhas. 2002. Fossil lizards from the Jurassic Kota Formation of India. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(2):299–312.
- Evans, S. E., and M. A. Borsuk-Białynicka. 2009. A small lepidosauromorph reptile from the Early Triassic of Poland. *Palaeontologia Polonica* 65:179–202.
- Evans, S. E., and M. E. H. Jones. 2010. The origin, early history and diversification of lepidosauromorph reptiles; pp. 27–44 in S. Bandyopadhyay (ed.), *New Aspects of Mesozoic Biodiversity*. Lecture Notes in Earth Sciences 132. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Evans, S. E., and Y. A. Yabumoto. 1998. A lizard from the Early Cretaceous Santana Formation of Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 6:349–364.
- Estes, R., and L. I. Price. 1973. Iguanid lizard from the Upper Cretaceous of Brazil. *Science* 180(4087):748–751.

- Ezcurra, M. D., T. M. Scheyer, and R. J. Butler. 2014. The origin and early evolution of Sauria: reassessing the Permian saurian fossil record and the timing of the crocodile-lizard divergence. *PLoS ONE* 9(2):e89165.
- Gauthier, J. A. 1984. A Cladistic Analysis of the Higher Systematic Categories of the Diapsida. Department of Paleontology, University of California, Berkeley: 564 pp. [Unpublished Ph.D. dissertation]
- Gauthier, J. A., R. Estes, and K. de Queiroz. 1988. A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha; pp. 15–98 in R. Estes and G. Gregill (eds), *The Phylogenetic Relationships of the Lizard Families*. Stanford University Press, Palo Alto.
- Gauthier J. A., M. Kearney, J. A. Maisano, O. R. Rieppel, and A. D. B. Behlke. 2012. Assembling the Squamate Tree of Life: Perspectives from the Phenotype and the Fossil Record. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 53(1):3–308.
- Gradstein, F. M., J. G. Ogg, M. D. Schmitz, and G. Ogg (eds.) 2012. *The Geologic Time Scale 2012*. Boston (MA), Elsevier.
- Horn, B. L. D., T. Melo, C. L. Schultz, R. P. Philipp, H. P. Kloss, and K. Goldberg. 2014. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *Journal of South American Earth Sciences* 55:123–132.
- Hsiou, A. S., M. A. G. de França, and J. Ferigolo. 2015. New data on the *Clevosaurus* (Sphenodontia: Clevosauridae) from the Upper Triassic of Southern Brazil. *PLoS ONE* 10(9):e0137523.

- Jones, M. E. H., C. L. Anderson, C. A. Hipsley, J. Müller, S. E. Evans, and R.R. Schoch. 2013. Integration of molecules and new fossils supports a Triassic origin for Lepidosauria (lizards, snakes, and tuatara). *BMC Evolutionary Biology* 13:208. doi: 10.1186/147-2148-13-208.
- Langer, M. C., J. S. Bittencourt, and C. L. Schultz. 2011. A reassessment of the basal dinosaur *Guaibasaurus candelariensis*, from the Late Triassic Caturrita Formation of south Brazil. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 101(3–4):301–332.
- Langer, M. C., J. Ramezani, and Á. A. S. Da-Rosa. 2018. U–Pb age constraints on dinosaur rise from south Brazil. *Gondwana Research* 57:133–140.
- Langer, M. C., A. M. Ribeiro, C. L. Schultz, and J. Ferigolo. 2007. The continental tetrapod bearing Triassic of south Brazil. *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science* 41:201–218.
- Martinelli, A. G., and M. B. Soares. 2016. Evolution of South American cynodonts. *Contribuciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”* 6:183–197.
- Martinelli, A. G., J. F. Bonaparte, C. L. Schultz, and R. Rubert. 2005. A new tritheledontid (Therapsida, Eucynodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul (Brazil) and its phylogenetic relationships among carnivorous non-mammalian eucynodonts. *Ameghiniana* 42:191–208.
- Martinelli, A. G., E. Eltink, Á. A. S. Da-Rosa, and M. C. Langer. 2017. A new cynodont (Therapsida) from the *Hyperodapedon* Assemblage Zone (upper Carnian-Norian) of southern Brazil improves the Late Triassic probainognathian diversity. *Papers in Palaeontology* 3(3):401–423. doi:10.1002/spp2.1081

- Montani, R. 1997. Temporal and spatial distribution of tooth implantations in Ichthyosaurs; pp. 81–103 in J. M. Callaway and E. L. Nicholls (eds), *Ancient Marine Reptiles*, Academic Press, London.
- Nava W. R., and A. G., Martinelli. 2011. A new squamate lizard from the Upper Cretaceous Adamantina Formation (Bauru Group), São Paulo State, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83(1):291–299.
- Oliveira, T. V., A. G. Martinelli, and M. B. Soares. 2011. New material of *Irajatherium hernandezii* Martinelli, Bonaparte, Schultz & Rubert 2005 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Upper Triassic (Caturrita Formation, Paraná Basin) of Brazil. *Paläontologische Zeitschrift* 85:67–82.
- Porter, W. R., and L. M. Witmer. 2015. Vascular patterns in iguanas and other squamates: blood vessels and sites of thermal exchange. *PLoS ONE* 10(10):e0139215.
- Rage, J. -C. 2013. Mesozoic and Cenozoic squamates of Europe. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 93(4):517–534.
- Robinson, P. L. 1976. How *Sphenodon* and *Uromastix* grow their teeth and use them; pp. 43–6 in A. d'A. Bellairs and C. B. Cox (eds.), *Morphology and Biology of Reptiles*. Linnean Society Symposium Series 3, Academic Press, London.
- Schoch R. R. and H. -D. Sues. 2018. A new lepidosauromorph reptile from the Middle Triassic (Ladinian) of Germany and its phylogenetic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology* 38:e1444619.
- Simões, T. R., M. W. Caldwell, and W. A. Kellner. 2015a. A new Early Cretaceous lizard species from Brazil, and the phylogenetic position of

- the oldest known South American squamates. *Journal of Systematic Palaeontology* 13(7):601–614.
- Simões, T. R., E. Wilner, M. W. Caldwell, L. C. Weinschütz, and W. A. Kellner. 2015b. A stem acrodontan lizard in the Cretaceous of Brazil revises early lizard evolution in Gondwana. *Nature Communications* 6:1–8.
- Simões, T. R., M. W. Caldwell, M. Talanda, M. Bernardi, A. Palci, O. Vernygora, F. Bernardini, L. Mancini, and R. L. Nydam. 2018. The origin of squamates revealed by a Middle Triassic lizard from the Italian Alps. *Nature* 557(7707):706–709.
- Soares, M. B., A. G. Martinelli, and T. V. Oliveira. 2014. A new prozostrodonian cynodont (Therapsida) from the Late Triassic *Riograndia* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence) of Southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 86(4):1673–1691.
- Soares, M. B., C. L. Schultz, and B. L. E. Horn. 2011. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Tritheledontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83:329–354.
- Soares, M. B., F. M. Dalla Vecchia, C. L. Schultz, and A. W. A. Kellner. 2013. On the supposed pterosaurian nature of *Faxinalipterus minima* Bonaparte et al. (2010) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil; pp. 95–97 in J. M. Sayão, F. R. Costa, R. A. M. Bantim and A. W. A. Kellner (eds.), *International Symposium on Pterosaurs, Rio Preto 2013, Short Communications*, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

- Smith, H. M. 1958. Evolutionary lines in tooth attachment and replacement in reptiles: their possible significance in mammalian dentition. *Transactions of the Kansas Academy of Science* 61(2):216–225.
- Uetz, P. 2010. The original descriptions of reptiles. *Zootaxa* 2334:59–68.
- Uetz, P. and J. Hosek. 2018. The reptile database. <http://www.reptile-database.org/>. Accessed December 13, 2018.
- Witmerlab. Visible Interactive Iguana. Available at [http://www.ohio.edu/people/witmerl/3D\\_iguana.htm](http://www.ohio.edu/people/witmerl/3D_iguana.htm). Accessed October 21, 2018.
- Zerfass, H., E. L. Lavina, C. L. Schultz, A. J. Vasconcelos-Garcia, U. F. Faccini, and F. Chemale-Jr. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology* 161:85–105.

Submitted February 27, 2019; revisions received Month DD, YYYY; accepted Month DD, YYYY.

### Figure Captions

FIGURE 1. **A**, location map showing the Linha São Luiz site, in Rio Grande do Sul state, southern Brazil; **B**, chrono- and biostratigraphy of Triassic units with vertebrate assemblage zones (AZ). **C**, old photograph of partial left lower jaw of the holotype (UFRGS-PV-1027-T) of *Cargninia enigmatica*, before its publication (ca. 2004); **D**, former drawing of the holotype of *C. enigmatica* from Bonaparte et al. (2010); **E**, line drawing reconstruction of *C. enigmatica* based on old photograph (C). The ages (Ma) of the stratigraphic column follow

Gradstein et al. (2012); chrono- and biostratigraphy are modified from Zerfass et al. (2003) and Horn et al. (2014); the absolute age of the *Riograndia* AZ was taken from Langer et al. (2018).

[Intended for page width]

FIGURE 2. Holotype (UFRGS-PV-1027-T) of *Cargninia enigmatica*, Upper Triassic of Brazil. **A**, photograph and **B**, line drawing of partial left lower jaw in lateral view. **Abbreviations:** **cpr**, coronoid process; **pprd**, posterior process of dentary; **surf**, facet for surangular.

[Intended for 2/3 page width]

FIGURE 3. Holotype (UFRGS-PV-1027-T) of *Cargninia enigmatica*, Upper Triassic of Brazil. **A**, photograph and **B**, line drawing of partial left lower jaw in dorsomedial view, and detail photograph of the tooth row in almost medial view. **Abbreviations:** **ank**, tooth ankylosis to dentary bone; **elo**, empty locus; **rep**, replacement pit; **rto**, replacement tooth; **arf**, facet for articular; **sbs**, subdental shelf; **wf**, wear facet.

[Intended for page width]

FIGURE 4. Lepidosauromorpha specimen UFRGS-PV-0743-T tentatively referred to *Cargninia enigmatica* from the Linha São Luiz outcrop, Upper Triassic of Brazil. **A**, partial left lower jaw in lateral view; **B**, detail of first four teeth in lateral view. The black lines indicate the shape of the crown apex.

**Abbreviations:** **be**, broken edge; **k**, keel.

[Intended for page width]

FIGURE 5. Lepidosauromorpha gen. et. sp. indet., UFRGS-PV-0819-T, from the Linha São Luiz outcrop, Upper Triassic of Brazil. **A**, partially prepared block with two fragments of maxilla. **B**, posterior and middle portion of right maxilla (UFRGS-PV-0819a-T) in lateral view. **C**, **D** anterior portion of right maxilla (UFRGS-PV-0819b-T): **C**, lateral view; **D**, ventrolateral view. **E**, UFRGS-PV-0819a-T and UFRGS-PV-0819b-T assembled together in lateral view. Arrows indicate anterior direction. **Abbreviations:** **fo**, foramen for CNV; **or.ed**, orbital edge; **n.ed.?**, possible narial edge.

[Intended for page width]

FIGURE 6. Micro-CT images of Lepidosauromorpha gen. et. sp. indet., UFRGS-PV-0819a-T, from the Linha São Luiz outcrop, Upper Triassic of Brazil.

**Abbreviations:** **1**, **9**, tooth position; **ank**, tooth ankylosis to dentary bone; **ca**, canal; **fo**, foramen; **psm**, palatal shelf of maxilla; **rep**, replacement pit; **rto?**, possible replacement tooth; **pca**, pulp cavity; **to**, tooth.

[Intended for page width]

FIGURE 7. 3D reconstruction of the posterior part of the right maxilla of Lepidosauromorpha gen. et. sp. indet., UFRGS-PV-0819a-T: **A**, lateral view; **B**, medial view; **C**, posterior view; **D**, ventral view; **E**, dorsal view. **Abbreviations:** **6**, **9**, tooth position; **lab**, labial tooth base; **lib**, lingual tooth base; **pm**, palatal shelf of maxilla; **rep**, replacement pit; **to**, tooth.

[Intended for page width]

FIGURE 1

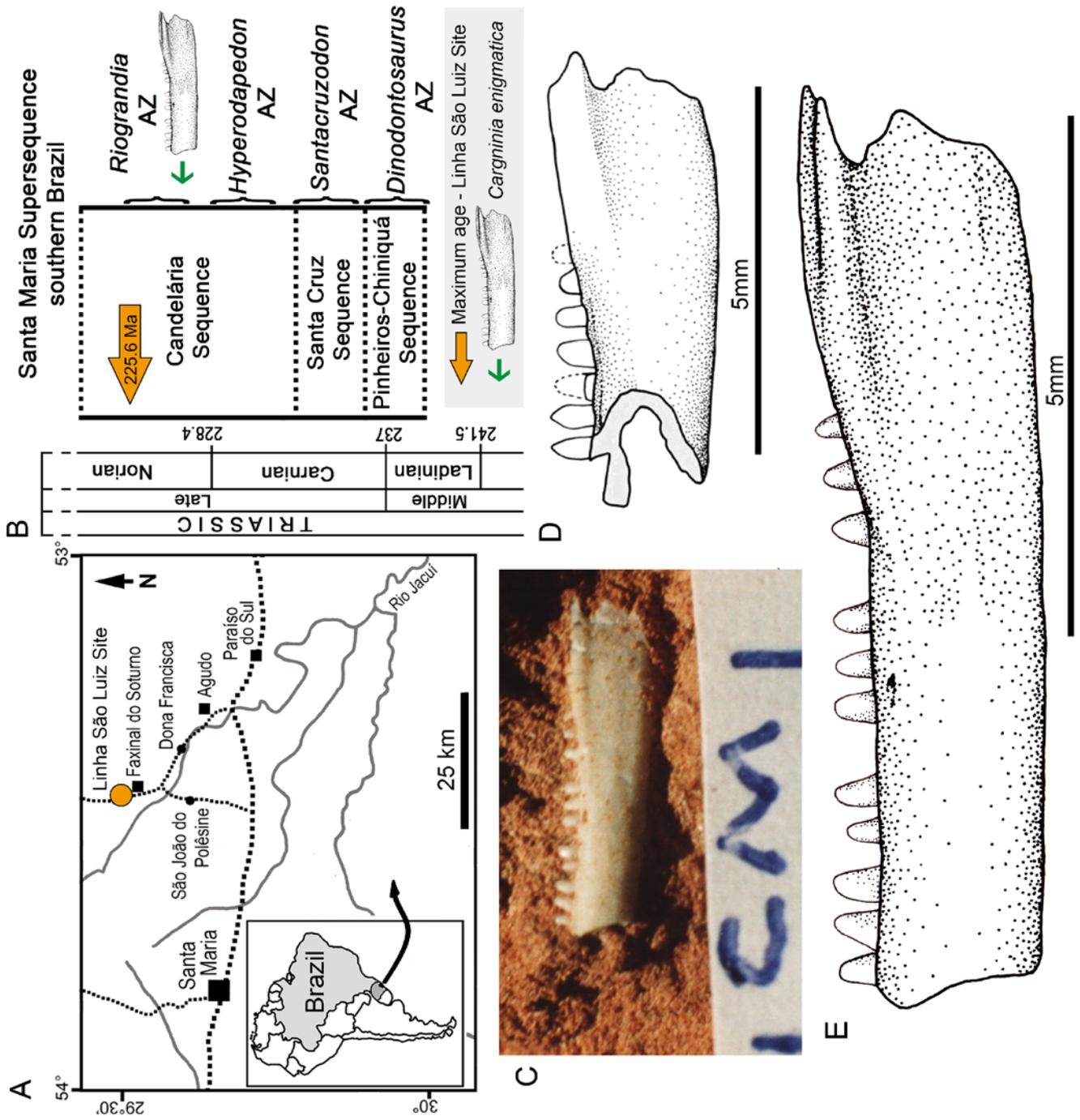


FIGURE 2

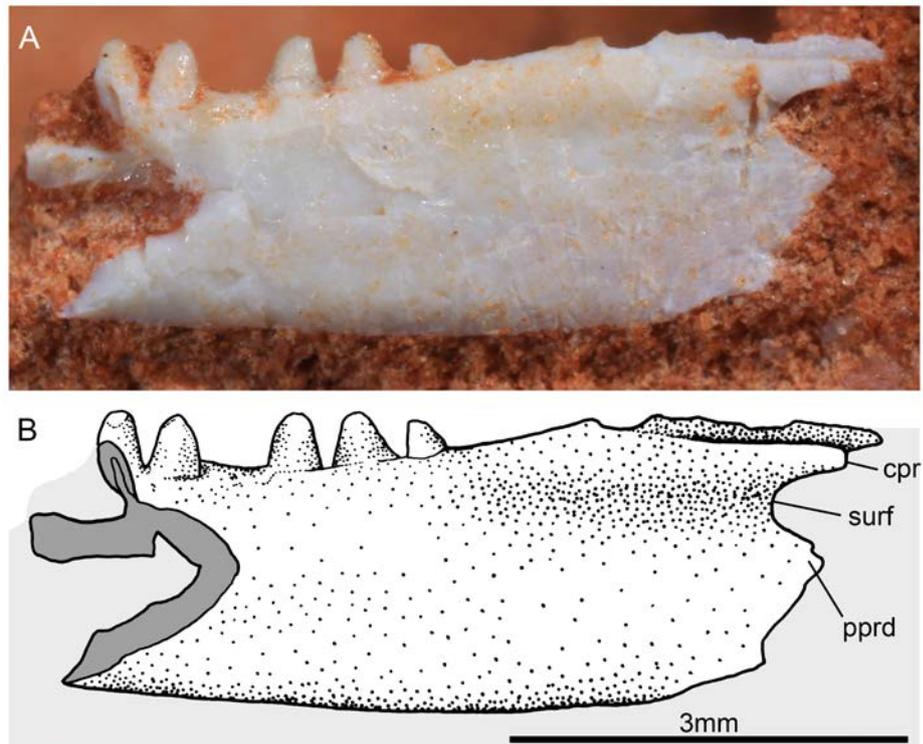


FIGURE 3

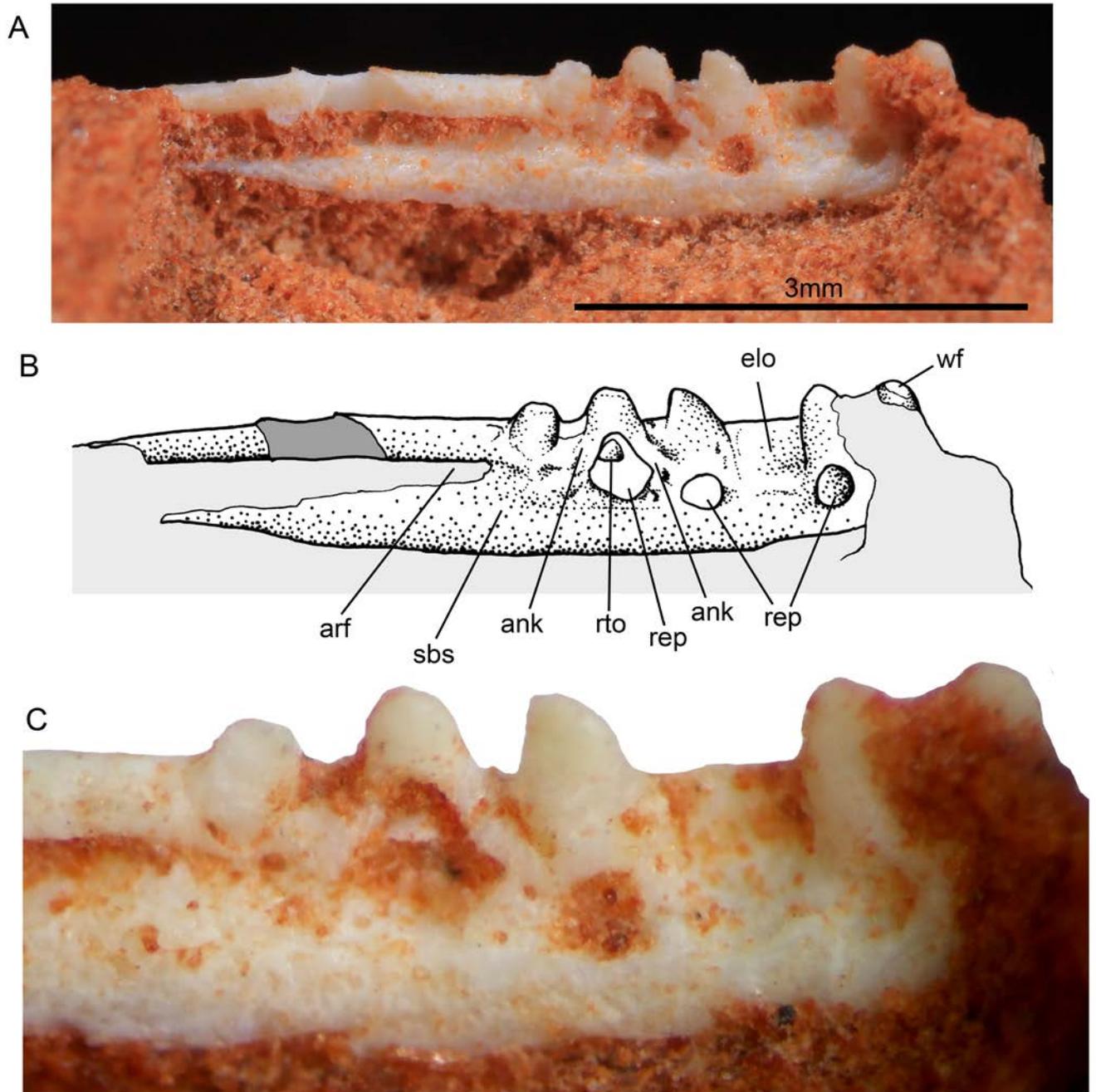


FIGURE 4

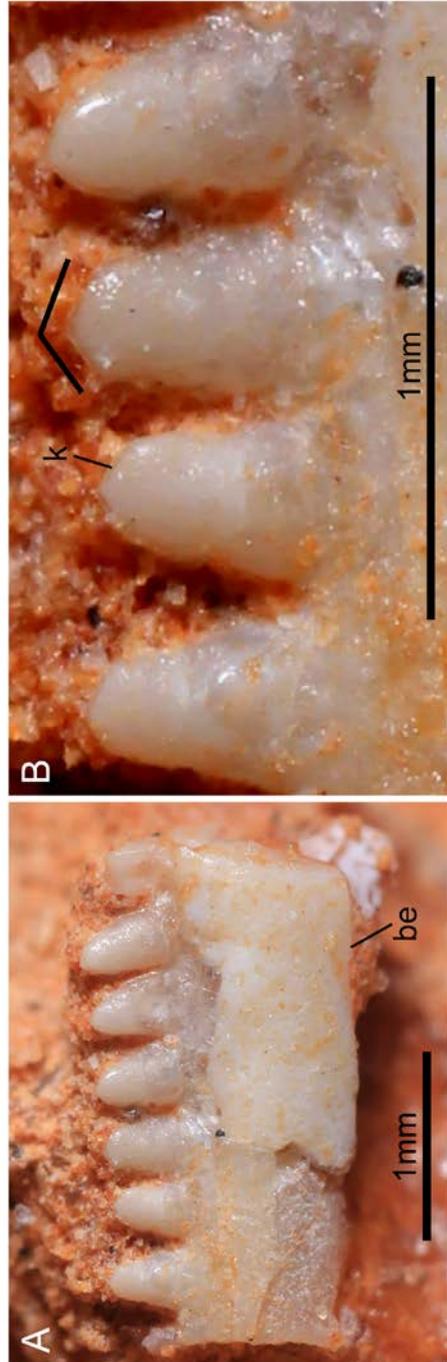


FIGURE 5

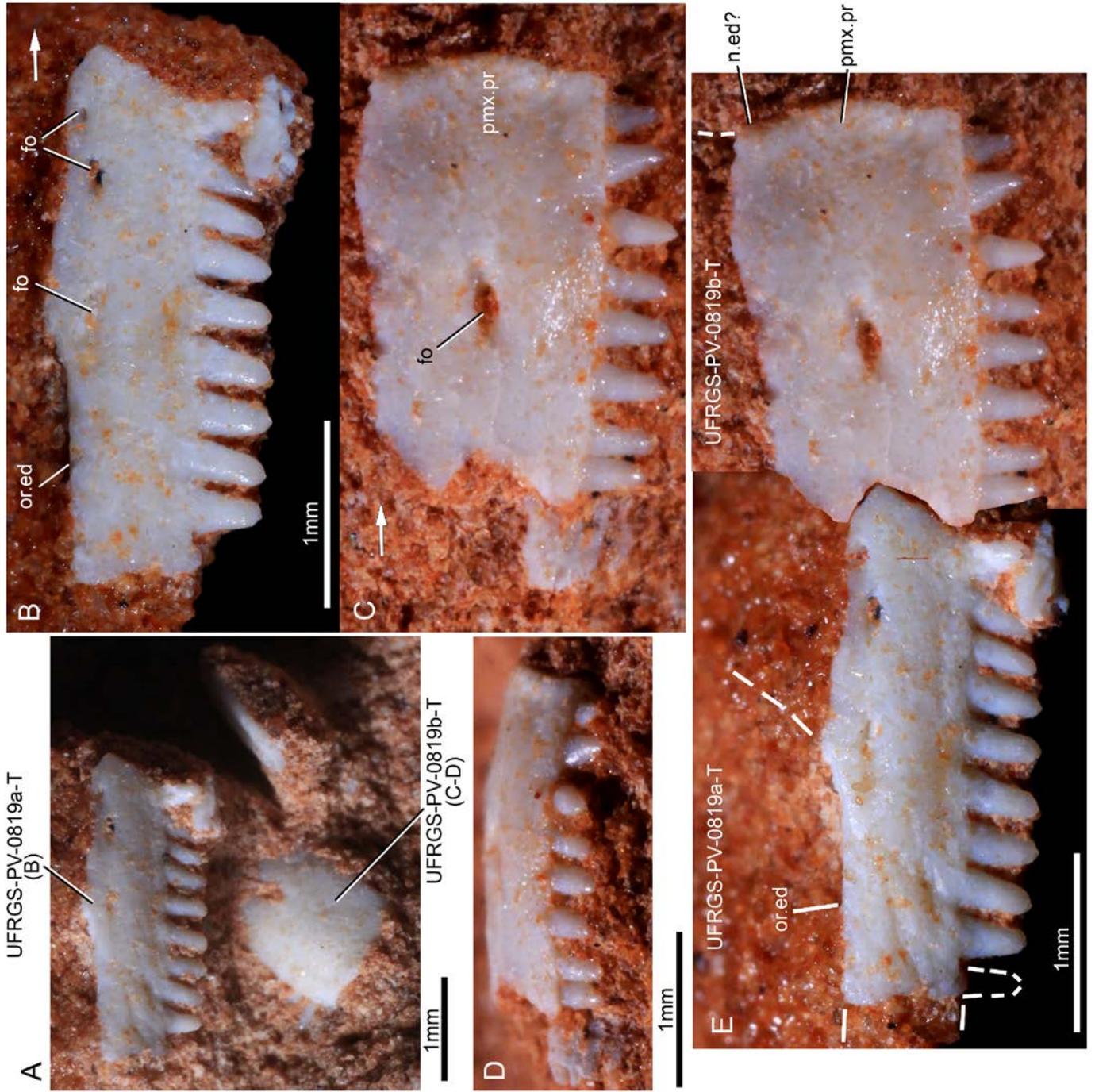


FIGURE 6

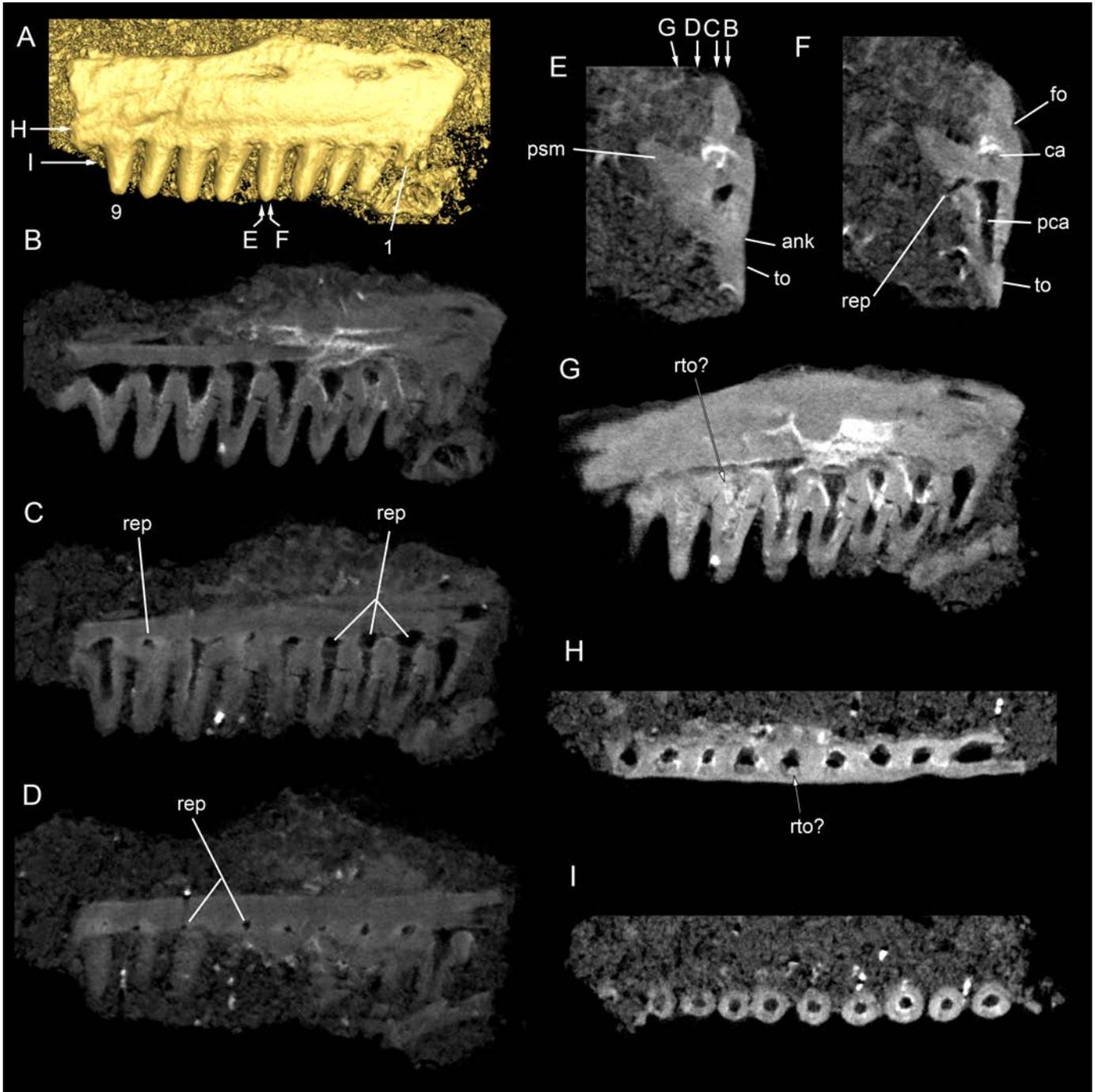


FIGURE 7

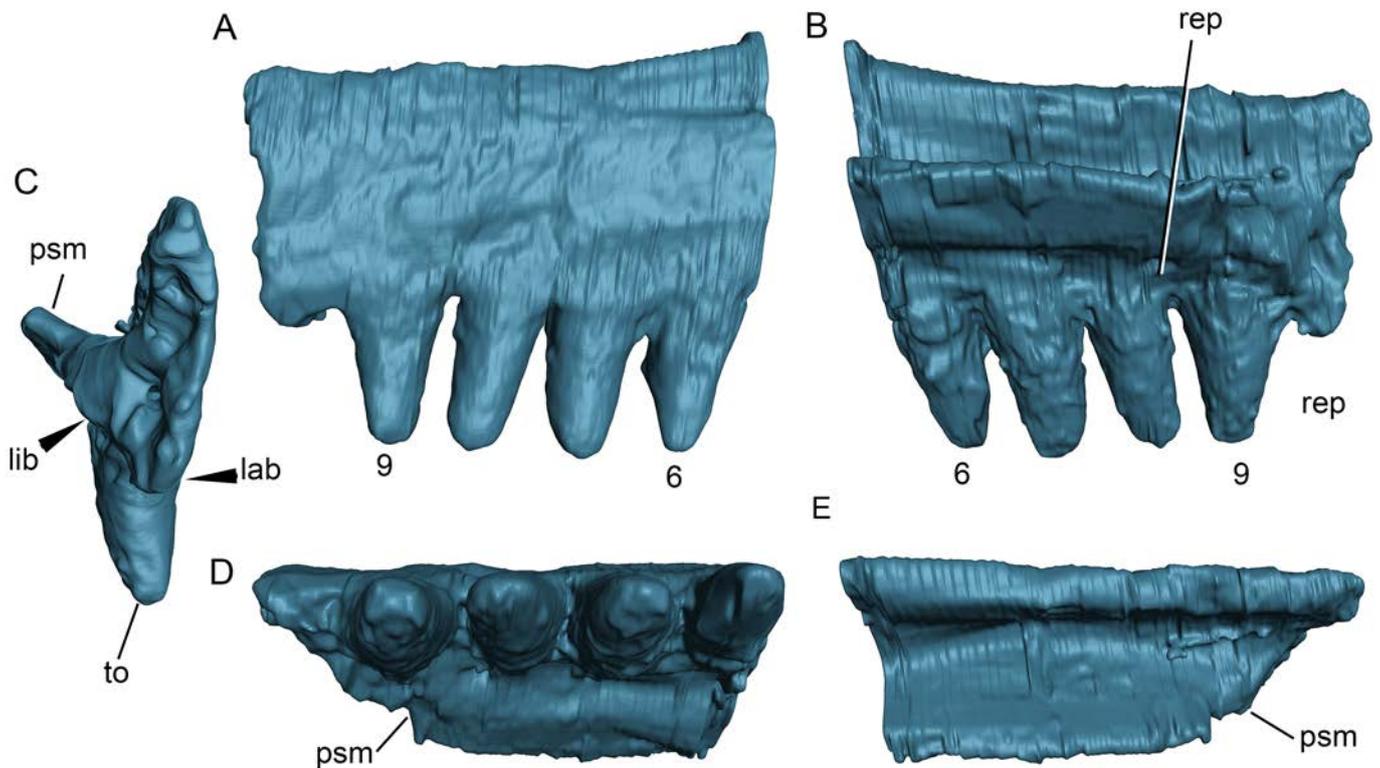


TABLE 1. Selected Mesozoic fossil record of lepidosauromorphs (with different taxa considered the oldest record of Squamata and Rhynchocephalia) and changes in phylogenetic position accordingly to selected authors. Note: Diapsida includes Archosauria, Squamata, and Eusuchia accordingly to Evans (1980).

Age	Taxon	Geologic Unit
Albian	<i>Huehucuetzpalli mixtecus</i>	Middle Mb, Tlayúa Fm., Mexico
Bathonian	<i>Oxiella tenuis</i>	Kirtlington Quarry, England
Bathonian	<i>Balnealacerta silvestris</i>	Kirtlington Quarry, England

Bathonian	<i>Bellairsia gracilis</i>	Kirtlington Quarry, England Old Cement Works Quarry, England
Middle Jurassic	<i>Marmoretta oxoniensis</i>	England
Toarcian-Aalenian Pliensbachian-	<i>Bharatagama rebbanensis</i>	Upper Mb of Kota Fm., India
Toarcian	<i>Tamaulipasaurus morenoi</i>	La Boca Fm., Mexico Pant quarry, South Glamorgan, Wales
Hettangian	<i>Gephyrosaurus bridensis</i>	Wales
Norian	<i>Kuehneosuchus latissimus</i>	Batscombe Quarry, England
Norian	<i>Kuehneosaurus latus</i>	Emborough Quarry, England Candelária Sequence, Santa Maria
Norian	<i>Cargninia enigmatica</i>	Supersequence, Brazil
Carnian	<i>Icarosaurus siefkeri</i>	Lockatong Fm., USA
Landinian	<i>Fraxinisaura rozynekae</i>	Erfurt Fm., Germany
Anisian	<i>Megachirella wachtleri</i>	Dont Dolomites Fm., Italy
Anisian	<i>Coartaredens isaaci</i>	Otter Sandstone Fm., England
Olenekian	<i>Sophineta cracoviensis</i>	Czatkowice quarry, Poland
Olenekian	<i>Pamelina polonica</i>	Czatkowice quarry, Poland
Induan-Olenekian	<i>Paliguana whitei</i>	Karoo Basin, South Africa

TABLE 2. Some features present in *Cargninia enigmatica* and their distribution in other lepidosauromorphs and kuehnesaurids. This table is based on the selected list of characters taken from different phylogenetic analyses (see Suppl. Mat.). **Abbreviations:**

**X**, present; **?**, unknown; **-**, inapplicable. The empty spaces refer to absent of the character-state.

Features	<i>Carginia</i>	<i>Kuehneosaurus</i>	<i>Icarosaurus</i>
Subdental shelf present	X	X	?
Posterodorsal coronoid Process extending laterally	X	?	?
Posterior dentary teeth position	apicolingual	lingual	lingual
Unfused marginal teeth	X	X	X
Distal curvature of marginal teeth	absent	absent	absent
Middle and posterior teeth form	straight, pointed	straight, pointed	straight, pointed
Cusps on posterior teeth	unicuspid	unicuspid	unicuspid
Dentition crown striations absent	X	X	X
Absent of wear facets on lateral face of dentary	X	X	X
Marginal tooth implantation	pleuroacront	pleurodont	pleurodont
Ankylosis in posterior dentary teeth	X		
Posterior dentary teeth, delimitation by tooth bearing bone	labial wall	labial wall	?
Dentition replacement	X	X	?
Remplacemnt dentiton locus posterior	X	?	?
Resorption pits	X	?	?
Homodonty	X	X	X
Posterior process separated by a small gap from coronoid process	X	?	?
subdental shelf continues to backward of the	X	?	?

last tooth

Absent of mental foramina in the posterior

region (last ½)

X

?

TABLE 3. Tooth measurements (mm) and ratios. **Abbreviations:** **C**, teeth of holotype of *Carginia enigmatica*; **MxA**, teeth of UFRGS-PV-0819a-T; **MxB**, teeth of UFRGS-PV-0819b-T; **D**, teeth of UFRGS-PV-0743-T; **H**, Height; **W**, Width; **t**, tooth; **d**, dentary; **mx**, maximum; **min**, minimum. Numbers refer to tooth position.

Tooth	Width						
	(base)	Height	W/H	Max H d	Min H d	Ht/Hdmx	Ht/Hdmin
C1	0.2578	0.2106	1.2241	1.8494	1.3756	0.1139	0.1531
C2	0.3787	0.3445	1.0993	1.8494	1.3756	0.1863	0.2504
C3	0.3437	0.3910	0.8790	1.8494	1.3756	0.2114	0.2842
C4	0.3252	0.4158	0.7821	1.8494	1.3756	0.2248	0.3023
C5	?	0.5376		1.8494	1.3756	0.2907	0.3908
MxA1	0.2151	0.3188	0.6747				
MxA2	0.1749	0.5462	0.3202				
MxA3	0.1871	0.3539	0.5287				
MxA4	0.2074	0.3702	0.5602				
MxA5	0.1834	0.3554	0.5160				
MxA6	0.1875	0.3732	0.5024				
MxA7	0.1477	0.3165	0.4667				
MxB1	0.1365	0.2222	0.6143				

MxB2	0.1861	0.2720	0.6842				
MxB3	0.1616	0.3250	0.4972				
MxB4	0.1360	0.2924	0.4651				
MxB5	0.1733	0.3148	0.5505				
MxB6	0.1718	0.3334	0.5153				
MxB7	0.1641	0.2831	0.5797				
MxB8	0.1563	0.2812	0.5558				
D1	0.2600	0.3053	0.8516	0.7454	0.6716	0.4096	0.4546
D2	0.2476	0.3045	0.8131	0.7454	0.6716	0.4085	0.4534
D3	0.2413	0.3442	0.7010	0.7454	0.6716	0.4618	0.5125
D4	0.3096	0.3715	0.8334	0.7454	0.6716	0.4984	0.5532
D5	0.3078	0.3411	0.9024	0.7454	0.6716	0.4576	0.5079
D6	0.2553	0.3693	0.6913	0.7454	0.6716	0.4954	0.5499

---

**SUPPLEMENTARY MATERIAL for  
Journal of Vertebrate Paleontology**

To be or not to be: The hidden side of *Cargninia enigmatica* and other puzzling remains  
of Lepidosauromorpha from the Upper Triassic of Brazil

PAULO R. ROMO DE VIVAR,<sup>\*</sup><sup>1</sup> AGUSTÍN G. MARTINELLI,<sup>2</sup> PEDRO HENRIQUE  
M. FONSECA,<sup>1</sup> and MARINA BENTO SOARES<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade  
Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento Gonçalves, 9500 Agronomia, Porto  
Alegre, Rio Grande do Sul, CEP 91501-970, Brazil, paulo.rorvm@gmail.com;

<sup>2</sup>CONICET-Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias  
Naturales 'Bernardino Rivadavia', Av. Ángel Gallardo 470, Buenos Aires, C1405DJR,  
Argentina, agustin\_martinelli@yahoo.com.ar;

<sup>3</sup>Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade  
Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento Gonçalves, 9500 Agronomia, Porto  
Alegre, Rio Grande do Sul, CEP 91501-970, Brazil, marina.soares@ufrgs.br

<sup>\*</sup>Corresponding author.

We compile a list of characters taken from different phylogenetic analyses. Unfortunately, the number of characters that can be scored for *Cargninia enigmatica* in each available matrix compared to the total number of characters was minimal. Therefore, no phylogenetic analysis was carried out and this compilation was made to use as a comparative source. Even, some compile characters are redundant. We believe that it is necessary to build a new phylogenetic data matrix, with the intention to test the phylogenetic position of early lepidosaurs and lepidosauromorphs, being necessary to directly review other fossil taxa, but it is beyond the scope of the present contribution. Moreover, a table with scores for selected taxa of selected list of characters is provided (Table S1).

**List of characters selected from different sources in order to compare character-stages:**

1. Dentary bowed ventrally along long axis: (0) straight to slightly bowed; (1) distinctly bowed ventrally. (G12).
2. Meckelian canal: (0) open; (1) partly closed; (2) closed and fused. (C08; G12).
3. Subdental shelf: (0) present; (1) absent. (C08; G12; S18).
4. Dentaries, coronoid process: (0) absent; (1) present. (S18).
5. Posterodorsal coronoid process: (0) absent or with only small dorsal extension; (1) large, but extending between lateral and medial processes of coronoid; (2) large, but extending dorsally to overlap most of anterolateral surface of coronoid; (3) extremely well developed. (C08; G12).
6. Dentaries, coronoid process, division: (0) single; (1) double. (S18).
7. Marginal teeth: (0) all vertical; (1) all recurved; (2) anterior teeth recurved and posterior teeth vertical. (G12)
8. Posterior dentary teeth position: (0) lingual; (1) apical; (2) apicolingual. (C08; S18; G12)
9. Dentition spacing: (0) crowns closely spaced; (1) crowns separated by large gaps. (C08; G12)
10. Fusion of marginal teeth: (0) unfused to each other; (1) fused to each other. (G12).
11. Teeth, distal curvature of marginal teeth: (0) strong; (1) slight; (2) absent. (Sc&Su18).
12. Dentition Form middle and posterior: (0) straight, pointed; (1) triangular; (2) trenchant, curved; (3) incipient cusps on posterior teeth; (4) teeth with multiple crowns; (5) globidont; (6) squared dorsal margin. (C08).
13. Dentition, chisel shaped posterior teeth: (0) absent; (1) present. (C08).
14. Dentition waist on marginal teeth: (0) absent; (1) present. (C08).
15. Dentition, anterior marginal teeth: (0) generally perpendicular to the long axis of the jaw; (1) procumbent. (C08).
16. Dentary, number of tooth rows: (0) one; (1) two; (2) more than two: (Sc&Su18).
17. Dentition, expanded bases on marginal teeth: (0) absent; (1) present. (C08; G12).

18. Bases of marginal teeth: (0) smooth, dentine and enamel not infolded; (1) dentine and enamel infolded into pulp cavity (“plicidentine”), resulting in longitudinal grooves externally at base of teeth . (G12).
19. Cusps on posterior teeth: (0) unicuspid; (1) bicuspid; (2) tricuspid. (**G12**; S18)
20. Posterior dentary dentition carinae: (0) absent; (1) present. (S18).
21. Dentition crown striations: (0) absent; (1) present. (C08; S18).
22. Teeth, serrations on crown: (0) absent; (1) present.(Sc&Su18; S18)
23. Wear facets on lateral face of dentary: (0) absent; (1) present. (G12)
24. Dentition venom groove: (0) absent; (1) present. (C08; G12)
25. Marginal tooth implantation: (0) subthecodont (protothecodont); (1) ankylothecodont; (2) pleurodont; (3) acrodont; (4) thecodont. (C08; Sc&Su18).
26. Posterior dentary teeth, ankylosis: (0) absent; (1) present. (S18)
27. Posterior dentary teeth, delimitation by tooth bearing bone; 0) by a labial wall only; (1) by a three-sided socket; (2) by a four-sided socket; (3) by a lingual and labial wall only. S18
28. Dentition replacement: (0) absent; (1) present. (C08; G12; **S18**)
29. Remplacemnt dentiton locus anterior: (0) absent; (1) present. (new)
30. Remplacemnt dentiton locus posterior: (0) anterior; (1) posterior. (S18)
31. Position of replacement teeth: (0) lingual; (1) posterolingual. (**G12**; S18)
32. Orientation of replacement teeth: (0) erupt upright growing straight upwards into functional position; (1) erupt horizontally, and then rotate through 90" about the base into functional position. (G12).
33. Resorption pits: (0) present; (1) absent. (**G12**; S18).
34. Development of resorption pits: (0) at base of teeth; (1) on bony tooth pedicel. (G12).
35. Dentition dentary teeth: (0) present; (1) absent . (C08)
36. Heterodonty (disconsidering the extreme wear that erodes the anterior teeth in some acrodontans during ontogeny): (0) absent; (1) present. (S15)
37. Posterior process separated by a small gap from coronoid process (aperture for surangular foramen): (0) absent; (1) present. (S15)
38. Subdental shelf continues backward to the last tooth: (0) absent; (1) present. (new)
39. Dentary, mental foramina in the posterior region (last ½): (0) absent; (1) present. (new)

#### **Abbreviations:**

**C08:** Conrad, J. L. 2008. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 310:1–182.

**G12:** Gauthier, J. A., M. Kearney, J.A. Maisano, O. Rieppel, and A.D. Behlke. 2012. Assembling the squamate tree of life: perspectives from the phenotype and the fossil record. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 53(1):3–308.

**S15:** Simões, T.R., E. Wilner, M.W. Caldwell, L.C. Weinschütz, and W.A. Kellner. 2015. A stem acrodontan lizard in the Cretaceous of Brazil revises early lizard evolution in Gondwana. *Nature Communications* 6:1–8.

**S18:** Simões, T. R., M. W. Caldwell, M. Talanda, M. Bernardi, A. Palci, O. Vernygora, F. Bernardini, L. Mancini, and R.L. Nydam. 2018. The origin of squamates revealed by a Middle Triassic lizard from the Italian Alps. *Nature* 557(7707): Supplementary Information.

**Sc&Su18:** Schoch, R. R., and H.-D. Sues. 2018. A new lepidosauromorph reptile from the Middle Triassic (Ladinian) of Germany and its phylogenetic relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38(2):e1444619 (Supplementary Material)

**Other reference use to score taxa:**

Clark, J. M. and R. Hernandez. 1994. A new burrowing diapsid from the Jurassic La Boca Formation of Tamaulipas, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14(2):180–195.

Evans, S.E. 1980. The skull of a new eosuchian reptile from the Lower Jurassic of South Wales. *Zoological journal of the Linnean Society*, 70(3):203–264.

Evans, S.E. 1991. A new lizard-like reptile (Diapsida: Lepidosauromorpha) from the Middle Jurassic of England. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 103(4):391–412.

Evans S. E., G. V. R. Prasad, and B. K. Manhas. 2002. Fossil lizards from the Jurassic Kota formation of India. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(2):299-312.

Evans, S.E. 2009. An early kuehneosaurid reptile from the Early Triassic of Poland. *Palaeontologia Polonica* 65:145–178.

Evans, S.E. and M.A. Borsuk- Białyńska. 2009. A small lepidosauromorph reptile from the Early Triassic of Poland. *Palaeontologia Polonica* 65: 179–202.

Reynoso, V. H. 1998. *Huehuecuetzpalli mixtecus* gen. et sp. nov: a basal squamate (Reptilia) from the Early Cretaceous of Tepexi de Rodríguez, Central México.

Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 353(1367): 477–500.

Whiteside, D. I. 1986. The head skeleton of the Rhaetian sphenodontid

*Diphydontosaurus avonis* gen. et sp. nov. and the modernizing of a living fossil.

Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 312(1156):379–430.

**Table S1.** Scores for selected taxa using aforementioned selected characters (see above) to compare character-states.



## ARTIGO 4.

**New sphenodontian specimen in the Carnian (Late Triassic) of southern Brazil and comments on the palatine bone of Brazilian rhynchocephalians**

PAULO R. ROMO DE VIVAR, AGUSTÍN G. MARTINELLI, VOLTAIRE PAEZ NETO,  
CAMILA SCARTEZINI, MARCEL LACERDA, CARLOS N. RODRIGUESo MARINA  
BENTO SOARES

Historical Biology Caixa de entrada x

**Historical Biology** <onbehalfof@manuscriptcentral.com>  
para eu ▾

dom, 24 de fev 07:04 ☆ ↶ ⋮

🌐 inglês ▾ > português ▾ [Traduzir mensagem](#)

[Desativar para: inglês x](#)

24-Feb-2019

GHBI-2019-0024 - New sphenodontian specimen in the Carnian (Late Triassic) of southern Brazil and comments on the palatine bone of Brazilian rhynchocephalians

Dear Dr de Vivar Martínez:

Thanks for the submission. Could you please make some suggestions for suitable reviewers of this paper? Thanks.  
We would need 4-5 emails.  
Thanks.

Sincerely,  
Dr Gareth Dyke

Ativar o Windows

**ARTIGO 4.****New sphenodontian specimen in the Carnian (Late Triassic) of southern Brazil and comments on the palatine bone of Brazilian rhynchocephalians**

Paulo R. Romo de Vivar\*<sup>1</sup>, Agustín G. Martinelli<sup>2</sup>, Voltaire Paez Neto<sup>1</sup>, Camila Scartezini<sup>1</sup>, Marcel Lacerda<sup>3</sup>, Carlos N. Rodrigues<sup>4</sup> and Marina Bento Soares<sup>1,5</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500 Agronomia, Porto Alegre, RS, CEP 91501-970, Brazil.

<sup>2</sup>CONICET-Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', Av. Ángel Gallardo 470, Buenos Aires, C1405DJR, Argentina.

<sup>3</sup>Departamento de Geologia - Universidade Federal do Paraná (UFPR), Centro Politécnico, Caixa Postal 19.001 - Cep 81531-980 , Av. Cel. Francisco H. dos Santos 210, Jardim das Américas, Curitiba, PR, Brazil.

<sup>4</sup>Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues, Rua 15 de Novembro 604, 96930-000, Candelária, RS, Brazil.

<sup>5</sup>Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Avenida Bento Gonçalves, 9500 Agronomia, Porto Alegre, RS, CEP 91501-970, Brazil.

**\*Corresponding author:** paulo.rorvm@gmail.com

**ABSTRACT** —Triassic rhynchocephalians from South America are relatively sparse, based on one taxon from the Norian of Argentina (i.e., *Sphenotitan leyesi*) and three records from the Late Carnian (i.e., indet. taxon) and Norian (i.e., *Clevosaurus brasiliensis* and indet. taxon) of Brazil. We described here a new occurrence of rhynchocephalians from a new Late Carnian locality of southern Brazil, based on an isolated palatine with teeth. The specimen comes from the municipality of Vale do Sol, collected within a layer with abundant material of *Hyperodapedon* sp. (Rhynchosauria), which is referred to the *Hyperodapedon* Assemblage Zone of the Candelária Sequence, Santa Maria Supersequence. The isolated palatine here described cannot be referred to any hitherto known species but it provides an additional record for the few putative ones of Carnian age in South America. Moreover, we figure and describe the palatine anatomy of *Clevosaurus brasiliensis*, based on two specimens, which have relevant data poorly addressed in previous contributions.

**Key Words.** Sphenodontia, *Hyperodapedon* Assemblage Zone, Rio Grande do Sul State

## INTRODUCTION

Late Triassic vertebrate fossil assemblages are well-documented in southern Brazil, including one of the most comprehensive records of non-mammaliaform eucynodonts, basal archosauromorphs, basal dinosaurs, and basal rhynchocephalians (e.g. Lager et al. 2007; Bonaparte et al. 2010; Soares et al. 2011, 2014; Martinelli and Soares 2016; Schultz et al. 2016; Hsiou et al. 2015). This fossil record comes from isolated and randomly distributed outcrops along the east-west belt of Triassic rocks in the centre of the state of Rio Grande do Sul. As a consequence, the biostratigraphy based on key vertebrate fossil assemblages is important for correlations and relative ages of most fossil-bearing sites devoid of absolute ages and extended lateral correlations (Barberena et al. 1985; Schultz 2005; Langer et al. 2007; Soares et al. 2011; Horn et al. 2014; Martinelli et al. 2017). After the construction of the BR-153 road in the Vale do Sol Municipality (180 km from the state capital of Porto Alegre), a series of outcrops at its route shoulders has been exposed with a relatively high abundance of fossil remains. Most of the collected material includes hyperodapedontine rhynchosauroids (Scartezini et al. 2018), which indicate that these outcrops belong to the *Hyperodapedon* Assemblage Zone (AZ) of the Candelária Sequence (Santa Maria Supersequence; Horn et al. 2014). Work on these sites has been done by the UFRGS (Porto Alegre) and the Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues (Candelária), among other teams, since the 2000s and several specimens are currently under study. In a field trip carried out at the beginning of 2018, we found an isolated palatine bone referred to an indeterminate rhynchocephalian, within a level with predominance of rhynchosauroids, which is the subject of the present contribution.

Four putative Triassic rhynchocephalian species/records are known from South America, one from Argentina and three from Brazil. They include *Sphenotitan leyesi* from the Quebrada del Barro Formation, Marayes-El Carrizal Basin, western Argentina (Martínez et al. 2013), *Clevosaurus brasiliensis* (Bonaparte and Sues 2006) and a new taxon #1 (Romo de Vivar et al. Submitted) both from the *Riograndia* AZ, top of the Candélaría Sequence (Soares et al. 2011; Horn et al. 2014), and a new taxon #2 from the *Hyperodapedon* AZ (base of the Candelária Sequence; Pretto et al. 2011). The latter three taxa come from the state of Rio Grande do Sul (Brazil). Particularly, the new taxon #2 represents the only Carnian record from South America (Pretto et al. 2011), since the other ones are younger in age (i.e., Norian). Moreover, with the exception of the new taxon #1, the two other ones are based on more than one specimen and, particularly, *Sphenotitan leyesi* and *Clevosaurus brasiliensis* represent the most common elements in their respective faunal assemblage (Martínez et al. 2013; Romo de Vivar et al. Submitted). The discovery of these rhynchocephalians in the South American fossil record is relative new. Nonetheless, this group had a broad spatial distribution during the Triassic and its oldest record, the “Vellberg jaws” (cf. *Diphydontosaurus*), first appeared in the Middle Triassic (Ladinian), in the Erfurt Formation of South Germany (Jones et al. 2013). The isolated palatine bone here described cannot be referred to any hitherto known species but it provides an additional record for the few putative ones of Carnian age in South America. Moreover, comments on the palatine anatomy of *Clevosaurus brasiliensis* are provided.

### **Institutional abbreviations**

MMACR-PV-T, Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues, Candelária, Rio Grande do Sul, Brazil.

UFRGS-PV-T, Laboratório de Paleontologia de Vertebrados, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (T, Triassic Collection; Z, Zoology Collection), Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil.

MCN-PV, Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil.

### **Geological and Paleontological settings**

The outcrops from Vale do Sol municipality are located along the road BR-153 and were labelled as: Degrau, Mangueira and Placa sites. Specimens of rhynchosaurs (Scartezini et al. 2018) were collected in all sites and are the main evidence to relate them to the *Hyperodapedon* AZ of the base of the Candelária Sequence, Santa Maria Supersequence (Zerfass et al. 2003; Horn et al. 2014). The specimen MMACR-PV-051-T described here was discovered in the Degrau Site (GPS: 29°35'1.30°S/52°38'1.90°W; Fig. 1), in a level associated with several skeletal remains of *Hyperodapedon* sp., one isolated tooth of *Pseudosuchia* indet., and a partial skull of a derived probainognathian cynodont (Scartezini et al. 2018). This is the most fossiliferous layer of the Degrau Site, which underlies another layer with few remains of Rhynchosauria indet., and skeletal remains of the cynodonts *Exaeretodon riograndensis* and *Trucidocynodon riograndensis* (Martinelli et al. 2018; Scartezini et al. 2018).

### **MATERIAL AND METHODS**

Specimen MMACR-PV-051-T is housed at the Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues, Candelária Municipality, Rio Grande do Sul State, Brazil. It was prepared with needles under a stereomicroscope at the Laboratório de Paleontologia de Vertebrados of UFRGS, Porto Alegre, Brazil. Photographs were taken using a digital camera EOS Rebel T3i with macro lens SIGMA EX DG. The images were manipulated with Inkscape 0.91 and GIMP 2.8. For comparative purposes we used bibliographic sources cited along the text and the following specimens of *Clevosaurus brasiliensis*: UFRGS-PV-0827-T, well-preserved incomplete right palatine; UFRGS-PV-0613-T, crushed skull bearing both palatines of a juvenile (Bonaparte and Sues 2006); MCN-PV-2852, well preserved skull (Hsiou et al. 2015). Moreover, a current specimen of *Sphenodon puntactus* was used (UFRGS-PV-82-Z). It was donated to that institution in the 1970's by the Bernard Sladden Collection.

We used here some modifications to the proposal nomenclature for palatal dentition of Smith and Dodson (2003) in order to address the description of the palatine teeth of basal rhynchocephalians. Smith and Dodson (2003) numbered palatal teeth using the abbreviation for the bone and the tooth number that increases from rostral to caudal direction. In the case of the taxa with multiple tooth rows on one bone, they proposed arbitrarily to number the tooth row increasing from medial to lateral position. We used here a different approach. The lateralmost tooth row of the palatine is considered the first one, labelled Lr (i.e., first one), and the following ones increase in number labelling to the medial side (i.e., 2, 3, 4...). This is an inversion of the Smith and Dodson (2003)'s proposal. The number (e.g., 1, 2, 3) after the "/" indicates the rostral-caudal sequence, as in Smith and Dodson (2003). It is justified by the fact that the most constant tooth row in rhynchocephalians is the lateral one. For the teeth of specimen MMACR-PV-051-T we use t1 to t5, because the exact

number position of these teeth is unknown (due to the mesial portion of the bone is not preserved), but they correspond to Pl.Lr teeth.

## RESULTS

### Systematic Palaeontology

LEPIDOSAURIA Haeckel 1866

RHYNCHOCEPHALIA Günter 1867 (*sensu* Gauthier *et al.* 1988)

SPHENODONTIA Williston 1925 (*sensu* Benton 1985)

Gen. et sp. indet.

Figure 2

**New specimen.** MMACR-PV-051-T, left incomplete palatine bone, with four teeth and the base of another one (Fig. 2).

**Locality and horizon.** Degrau Site, an outcrop on the east slope of the BR-153, Vale do Sol Municipality, Rio Grande do Sul State, Brazil. *Hyperodapedon* Assemblage Zone, Candelária Sequence, Santa Maria Supersequence, Late Carnian in age (Horn *et al.* 2014; Langer *et al.* 2018).

**Description.** MMACR-PV-051-T is a very tiny fragment of bone (maximum length of 5.5 mm) resting on a bed of rock matrix, with four teeth (t2 to t5) and the base of the first one (Pl.Lr/1). Each tooth is fused to the bone, with an acrodont type implantation (Fig. 2), typical of most sphenodontians.

The irregular shape of the bearing-teeth bone and the lack of a Meckelian groove preclude the identification of MMACR-PV-051-T as a dentary bone. Moreover, due to the dorso-ventral convex and irregular surface along with the lack of vascular foramina parallel to the base of the tooth line, it is not considered as a maxilla. Consequently, and based on comparisons with the Triassic *Clevosaurus brasiliensis*

and the current *Sphenodon punctatus*, we considered MMACR-PV-051-T as a palatine bone. The decreasing size of the teeth and slightly distolabial inclination of their distal edge suggest it belongs to the left side, exposed in medial view.

This succession of palatine teeth is considered as the lateral row, preserving its anterior and middle portions. The teeth are roughly triangular in medial view. They seem to be transversely flattened with mesial and distal cutting edges. The first tooth only preserves its base, and seems to be larger than the following ones. The second tooth is the smallest, covered with a thin layer of enamel. The limit of the enamel cap with the bone can be seen clearly in this tooth (Fig. 2A). This tooth seems to have very small striae, much less conspicuous than those seen in the Indian species *Godavarisaurus lateefi* and *Rebbanasaurus jaini* (Evans et al. 2001). The second tooth is separated from the third one by a concave, large notch. The third tooth has a sharp tip and most of its mesial surface is worn out, exposing the dentine and exhibiting a thin layer of enamel on the mesial and distal borders (Figs. 2A-B). This tooth has a small labiodistal oriented flange, as in *G. lateefi* (Evans et al. 2001). This feature was reported as absent in *C. brasiliensis*, but in the specimen UFRGS-PV-0827-T some teeth have a very weak labiodistally oriented flange. Moreover, small flanges are present in the anterior palatine teeth of *Clevosaurus hudsoni* (Säilä 2018). There is also a wide space between the third and fourth tooth, but it is smaller than the preceding one. The fourth tooth is badly preserved, apparently slightly smaller than the third one. The fifth tooth is less triangular than the previous ones, possibly with its distal edge broken off. It is placed closer to the fourth tooth, being this space smaller than the other ones. There is no evidence of secondary bone growth.

Much of the palatine body is poorly preserved. There is a conspicuous notch on its anterior region, above the level of the first tooth base. Above this notch, the edge of the palatine is broken off. In medial view, there is a shallow longitudinal depression that is placed parallel and above the tooth row (Fig. 2), which is also observed in the medial wall of the palatine of *C. brasiliensis* (Fig. 4; see below). The boundaries and articular surfaces of the palatine are not properly observed due to preservation, but the anterodorsal border is similar in the curvature to that present in *C. brasiliensis* (Fig. 4; see below).

### **The palatine of *Clevosaurus brasiliensis***

*Clevosaurus brasiliensis* is the best known Triassic rhynchocephalian from South America, including several specimens, which were the base of different studies (Ferigolo 2000; Bonaparte and Sues 2006; Bonaparte et al. 2010; Arantes et al. 2009; Hsiou et al. 2015; Romo de Vivar Martínez and Soares 2015; Romo-de-Vivar-Martínez et al. 2017). However, some aspects of its morphology still remain poorly explored. We detail here the palatine morphology of *C. brasiliensis* in order to improve the data for this taxon and to have as a comparative base with the Carnian specimen (MMACR-PV-051-T) here presented.

**Specimen UFRGS-PV-0613-T** (Fig. 3). It was referred to *C. brasiliensis* (figured by Bonaparte and Sues 2006), but the palatine bones were only briefly described. It has both palatines well-exposed in ventral view, and the right one also in dorsal view; although, the skull has suffered slightly lateral compression. The anteriormost portion of the right palatine is broken off and the left one is covered by matrix. The palatal suture of the right palatine can be clearly observed, contacting latero-posteriorly the ectopterygoid and medially and posteriorly the pterygoid (Figs. 3A-C). Most of the

lateral surface of the palatine does not contact the maxilla, leaving an empty space. The right palatine has a lateral tooth row (PI.Lr) with six teeth, in which teeth PI.Lr/1 and PI.Lr/2 are the largest, and the other teeth decrease in size posteriorly. Tooth PI.Lr/1 has a small wear facet in the apex crown, while PI.Lr/2 has a large wear facet in the disto-labial face of the crown. The other teeth are transversely narrower than the previous ones and curve slightly to the medial line. In the antero-medial portion of the palatine and medially to the PI.Lr/1, there is an isolated tooth, of considerable size, which bears three very small cusps in a triangular arrangement (Fig. 3A: PI.it). We cannot discard that instead the cusps could represent three tiny teeth fused to form a cuspidate elevation (i.e. tooth). However, the left palatine (and also the specimen UFRGS-PV-827-T, see below) has only one isolated, large tooth in the homologous area. Medially to the PI.Lr/2-4 teeth and distal to the large isolated tooth, there are one discrete tooth and one short and tall crest, possibly bearing two almost unrecognized cusps, which is similar to that present in UFRGS-PV-0827-T (see below) and MCN-PV-2852 (personal observation). This crest is clearly seen in the right palatine (Fig. 3A), but it is incomplete in the left side (Figs. 3B-C). The left palatine has six PI.Lr teeth. The first ones seem to be larger but they are partially preserved. They decrease in size to the rear and bear sharp cutting edges. The tooth labelled PI.2/1 and the distally placed crest (possibly indicating the fusion of two or three teeth) can be considered homologous to a second tooth row on the palatine, as happens in basal rhynchocephalians (e.g., *Gephyrosaurus evansae*, *Diphydontosaurus avonis*, *Planocephalosaurus robinsonae*; Evans 1980; Whiteside 1986; Fraser 1982). This feature was not previously mentioned or discussed for *C. brasiliensis*.

In palatal view, the medial contact between palatine and pterygoid is marked in figures 3A and 3C. Based on the isolated palatine described below, this contact is not sutured and the palatine is resting on the pterygoid, along its medial portion.

In dorsal view, the anterior region has two small triangular processes, which limit the anterior border of the choana. The more medially placed process corresponds to the vomer process, and the lateral one to the prefrontal process (Fig. 3D). The dorsal surface is mostly concave and in its anterior portion there is an oval and shallow surface (i.e., the prefrontal surface), and postero-laterally to it, it is possibly to see the surface for the maxilla in lateral view (Fig. 3D). The posteriormost region is covered by sediment.

**Specimen UFRGS-PV-0827-T** (Fig. 4). It consists of a well-preserved isolated right palatine, with the dorsal surface resting on rock matrix. It is slightly curved in palatal (ventral) view, with a concave medial surface and a convex lateral one.

The lateral tooth row (PI.Lr) has six conic teeth. The PI.Lr/1 tooth is worn out and seems to be slightly smaller than PI.Lr/2, which is the largest (Fig. 3). The PI.Lr/1 has the crown tilted toward the direction of PI.Lr/2 tooth, almost resting on it. After PI.Lr/2, the teeth decrease in size posteriorly (Figs. 3A), similar to MCN-PV-2852 (Hsiou et al. 2015) and UFRGS-PV-0613-T (Fig. 3A). The PI.Lr/2 and PI.Lr/3 have weakly developed labiodistally flanges.

In the antero-medial portion of the palatine there is an isolated, large tooth (Fig. 4C), similar to the one observed in UFRGS-PV-613-T. Medial to PI.Lr/1 and PI.Lr/2, there is a crest and a transversely narrow tooth, which is homologous to the tooth+crest in UFRGS-PV-613-T. This crest is almost in contact with the most lateral

and anterior pterygoid teeth in other specimens of *C. brasiliensis* (e.g. MCN-PV-2852, UFRGS-PV-0748-T), and was not mentioned previously by other authors.

The wear facets in the teeth of UFRGS-PV-0827-T are conspicuous. The PI.Lr/1 has a large wear facet in its apical surface. The PI.Lr2 has a small wear facet in its apical surfaces, in the same way than in PI.Lr/3 but slightly smaller. The PI.Lr/4 has the largest wear facet of the tooth row, placed on the posteromedial surface of the crown, instead of being arranged apically. The same position of wear facet is seen in PI.Lr, but it is considerably smaller. In PI.Lr/6 the wear facet is placed on its antero-medial and apical surfaces, differing from the pattern observed in other teeth. As a consequence, the distribution of the wear facets on the PI.Lr is heterogeneous.

The conspicuous crest and tooth on the palatine that are parallel to the main lateral tooth row seem to be consistent in *Clevosaurus brasiliensis* and is a feature not mentioned in previous contributions, which represent a plesiomorphic stage among rhynchocephalians. A second tooth row on the palatine is only reported in a few taxa, such as *Gephyrosaurus evansae*, *Diphydontosaurus avonis* and *Planocephalosaurus robinsonae* (Evans 1980; Whiteside 1986; Fraser 1982).

The body of the palatine is almost complete. It preserves the articular facet for the vomer, placed just anterior to the anterior isolated tooth (Fig. 4D). It is similar to that seen in MCN-PV 2852 (see Hsiou et al. 2015), which is small and triangular shaped. The surface for the pterygoid is large and occupies almost half of the medial process of the palatine (Fig. 4D). This surface has small ridge, especially in the posteromedial portion of the bone. The size of this surface indicates a considerably overlapping between the palatine and pterygoid. When the palatine and pterygoid are articulated (as in UFRGS-PV-613-T, Fig. 3), the shape of former bone in palatal view is similar to that of *Gephyrosaurus evansae*, *Diphydontosaurus avonis*, but these

species have more tooth rows and a greater ventral exposure, possibly reducing the overlapping between bones.

The facet for the ectopterygoid is observed in the posterolateral region of the palatine (Fig. 4A). Anterior to it, most of the lateral surface is slightly convex and does not contact the maxilla, leaving a space between both bones. In the anterolateral aspect of the bone, the facet for the maxilla is partially preserved (Fig. 4A). Between this process and the anterior teeth of the lateral tooth row, there is a large wear facet that extends far dorsally.

## DISCUSSION

The specimen MMACR-PV-051-T is extremely fragmentary but we considered it as belonging to a rhynchocephalian taxon based on comparisons with members of this group (Figs. 2A, D). Procolophonians are unknown from *Hyperodapedon* AZ but they occur in older and younger Triassic units in Rio Grande do Sul state (e.g., Cisneros et al. 2004; Cisneros and Schultz 2003). However, the maxillary and palatal teeth of procolophonians (e.g., Cisneros and Schultz 2002, 2003) are conspicuously different from the ones observed in MMACR-PV-051-T. The maxillary teeth are transversely wide and bulbous whereas those of the palate are smaller, shorter and more conical than the ones observed in MMACR-PV-051-T.

Rhynchosaur remains are abundant in the bearing-layer of MMACR-PV-051-T. However, the extremely small size of the specimen here described combined with the wear facet on at least one tooth suggest that MMACR-PV-051-T does not belong to a (very) juvenile rhynchosaur individual. Moreover, tiny maxillae of rhynchosaur from the *Hyperodapedon* AZ (e.g., UFRGS-PV-1384-T, UFRGS-PV-1398-T) show numerous and tightly packed teeth, forming several tooth rows and usually bearing

crenulated enamel on the distal keeled margin of the crown. These features are not observed in MMACR-PV-051-T and preclude its referral to Rhynchosauria.

The large notch on the anterior portion of the bone, the shallow longitudinal groove above the tooth row and its general shape suggest that MMACR-PV-051-T is a palatine, with a roughly similar morphology to that of *C. brasiliensis* (Figs 2A, D). However, the thick enamel layer, very shallow striae on the second palatine tooth and the labiodistal oriented flange in MMACR-PV-051-T are features not present in *C. brasiliensis*, which has more conical palatine teeth (Bonaparte and Sues 2006; Hsiou et al. 2015). Unfortunately, the palatine teeth of the indeterminate taxa from the Late Carnian, taxon #2 (Pretto et al. 2011), and Norian, taxon #1 (Romo de Vivar et al. Submitted), of Brazil are unknown, but striae are lacking in maxillary and dentary teeth, suggesting that the palatine teeth did not have striae also. Although extremely fragmentary, MMACR-PV-051-T could represent a distinctive rhynchocephalian species for the Triassic of Brazil.

MMACR-PV-051-T represents the first record of rhynchocephalian for the municipality of Vale do Sol (Rio Grande do Sul State, Brazil) and the second one for the *Hyperodapedon* AZ (Candelária Sequence, Santa Maria Supersequence). Together with the indeterminate taxon # 1 (Pretto et al. 2011), they represent the oldest record of rhynchocephalians from South America, which, based on biostratigraphic correlation (e.g. Langer et al. 2007; Scartezini et al. 2018) and radiometric dating in a correlated site (Langer et al. 2018) are dated as Late Carnian.

The description of the palatine region of two specimens of *Clevosaurus brasiliensis*, an abundant taxon of the younger *Riograndia* AZ (Fig. 1), brings new data on this species and is also important to address the identification of the isolated specimen MMACR-PV-051-T.

The palatine morphology of *Clevosaurus brasiliensis*, mainly the isolated specimens in which its shape can be properly accessed, exhibits a palatine body similar to that of *Diphydontosarus* and *Gephyrosaurus*, with a wedge-shape. This shape is not clearly seen in articulated specimens and, consequently, the palatine is considerably wider than what is inferred on articulated specimens of *C. brasiliensis*. As can be seen in UFRGS-PV-0827-T, the facet for the pterygoid bone is considerably larger and covered by the pterygoid in articulated specimens. It is worth to mention that the larger number of tooth rows on the palatine of *Diphydontosarus avonis* and *Gephyrosaurus evansae* develop on a homologous position than the ones that in *C. brasiliensis* develop on the pterygoid. As a consequence, the pterygoid is smaller in *D. avonis* and *G. evansae* and the palatine is larger with a high number of tooth rows. Also, we suggest that conspicuous crest and tooth on the palatine that are parallel to the main lateral tooth row represent a plesiomorphic stage, not recognized previously for this species, that resembles more basal taxa such as *Gephyrosaurus evansae*, *Diphydontosaurus avonis* and *Planocephalosaurus robinsonae* (Evans 1980; Whiteside 1986; Fraser 1982), and are apparently absent in other *Clevosaurus* species (e.g., Fraser 1988; Säilä 2005; Klein et al. 2015). The homologies and functionality of these elements (bones and tooth rows) should be evaluated carefully in these basal forms, which illustrate the plesiomorphic condition for eusphenodontians (sensu Herrera-Flores et al. 2018).

### **Acknowledgements**

We thank also the crew of the PaleoVertebrate Lab UFRGS (Porto Alegre), Cesar L. Schultz and Museu Municipal Aristides Carlos Rodrigues (Candelária), for their continuous support. We specially thank A. M. Ribeiro and J. Ferigolo (MCN) for

permission to access the collections. Photographs were skillfully taken by L. F. Lopes (UFRGS).

### Funding

Funds were provided by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), and the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

### References

- Arantes B, Soares M, Schultz C. 2009. *Clevosaurus brasiliensis* (Lepidosauria, Sphenodontia) do Triássico Superior do Rio Grande do Sul: anatomia pós-craniana e relações filogenéticas. *Rev Bras Paleontol.* 12:43–54.  
Doi:10.4072/rbp.2009.1.04 [*Clevosaurus brasiliensis* (Lepidosauria, Sphenodontia) from the Late Triassic of Rio Grande do Sul: postcranial anatomy and phylogenetic relationship]
- Barberena MC, Araújo DC, Lavina EL. 1985. Late Permian and Triassic tetrapods of southern Brazil. *Nat Geog Resear.* 1985, 1:5–20.
- Benton MJ. 1985. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zool Jour Linn Soc.* 84:97–164.
- Bonaparte JF, Schultz CL, Soares MB, Martinelli AG. 2010. La fauna local de Faxinal do Soturno, Triásico Tardío de Rio Grande do Sul, Brasil. *Rev Bras Paleontol.* 13(3):233–246. [The local fauna of Faxinal do Soturno, Late Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil]
- Bonaparte JF, Sues HD. 2006. A new species of *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Upper Triassic of Rio Grande Do Sul, Brazil. *Paleontology* 49:917–923.
- Cisneros JC, Schultz CL. 2002. *Procolophon brasiliensis* n. sp., a new procolophonid reptile from the Lower Triassic of southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 2002(11):641–648.

- Cisneros JC, Schultz CL. 2003. *Soturnia caliodon* n. g. n. sp., a procolophonid reptile from the upper Triassic of Southern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 227(3):365–380.
- Cisneros JC, Damiani R, Schultz C, Da-Rosa ÁAA, Schwanke C, Neto LW and Aurélio PL. 2004. A procolophonoid reptile with temporal fenestration from the Middle Triassic of Brazil. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 271:1541–1546.
- Evans SE. 1980. The skull of a new eosuchian reptile from the Lower Jurassic of South Wales. *Zool Jour Linn Soc.* 70(3):203–264.
- Evans SE, Prasad GVR, Manhas BK. 2001. Rhynchocephalians (Diapsida: Lepidosauria) from the Jurassic Kota Formation of India. *Zool Jour Linn Soc* 133:309–334.
- Evans SE, Jones MEH. 2010. Chapter 2 The origin, early history and diversification of lepidosauromorph reptiles. In Bandyopadyay (Ed). *New Aspects of Mesozoic Biodiversity. Lecture Notes in Earth Sciences* 132. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2010. p 27–44.
- Ferigolo J. 2000. Esfenodontídeos do Neo-triássico/?Jurássico do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In Holz M; De Ros LF (eds). *Paleontologia do Rio Grande do Sul: CIGO/UFRGS*, 2000. p. 236–245.
- Fraser NC. 1982. A new rhynchocephalian from the British Upper Trias. *Palaeontology.* 25(4): 709–725.
- Fraser NC. 1988. The osteology and relationships of *Clevosaurus* (Reptilia: Sphenodontida): *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 321:125–178.
- Gauthier, J. A., Estes, R. & de Queiroz, K. 1988. A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha. Pp. 15-98 in Estes, R. & Gregill, G. (eds). *The Phylogenetic Relationships of the Lizard Families*. Stanford University Press, Palo Alto, 631 pp.
- Gradstein FM, Ogg JG, Schmitz MD, Ogg G. (Eds.). 2012. *The Geologic Time Scale 2012*. Boston, USA, Elsevier.
- Herrera-Flores JA, Stubbs TL, Elsler A, Benton MJ. 2018. Taxonomic reassessment of *Clevosaurus latidens* Fraser, 1993 (Lepidosauria, Rhynchocephalia) and

- rhynchocephalian phylogeny based on parsimony and Bayesian inference. *Jour Paleont* 92:734–742.
- Horn BLD, Melo T, Schultz CL, Philipp RP, Kloss HP, Goldberg K. 2014. A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *J S Am Earth Sci.* 55:123–132.
- Hsiou AS, De França MAG, Ferigolo J. 2015. New data on the *Clevosaurus* (Sphenodontia: Clevosauridae) from the Upper Triassic of Southern Brazil. *PLoS ONE.* 10(9):e0137523. DOI: 10.1371/journal.pone.0137523.
- Jones MEH, Anderson CL, Hipsley CA, Müller J, Evans SE, Schoch RR. 2013. Integration of molecules and new fossils supports a Triassic origin for Lepidosauria (lizards, snakes, and tuatara). *BMC Evolutionary Biology* 13(208). Doi: 10.1186/147-2148-13-208
- Klein CG, Whiteside DI, de Lucas VS, Viegas PA, Benton, MJA. 2015. Distinctive Late Triassic microvertebrate fissure fauna and a new species of *Clevosaurus* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from Woodleaze Quarry, Gloucestershire, UK. *Proceedings of the Geologists' Association*, 126 (3): 402-416.
- Langer MC, Ribeiro AM, Schultz CL, Ferigolo J. 2007. The continental tetrapod bearing Triassic of south Brazil. *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science*, 41:201–218.
- Langer MC, Ramezani J, Da-Rosa ÁAS. 2018. U-Pb age constraints on dinosaur rise from south Brazil. *Gondwana Research*, 57:133–140.
- Martinelli AG, Soares MB. 2016. Evolution of South American cynodonts. *Contribuciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”* 6:183–197.
- Martinelli AG, Kammerer CF, Melo TP, Paes Neto VD, Ribeiro AM, Da-Rosa ÁAS, Schultz CL, Soares MB. 2017. The African cynodont *Aleodon* (Cynodontia, Probainognathia) in the Triassic of southern Brazil and its biostratigraphic significance. *Plos One* 12(6):e0177948. Doi:10.1371/journal.pone.017794
- Martinelli AG, Paes Neto , Scartezini C, Lacerda L, Rodrigues CN, Oliveira TV, Schultz CL and Soares MB. 2018. The eucynodont *Trucidocynodon riograndensis* (Probainognathia) in the Late Triassic of Candelária and Vale do Sol (Rio Grande do Sul, Brazil): first records outside its type-locality. *Livro de*

- Resumos PaleoRS, Unisinos, São Leopoldo, RS, Brazil, 16-18 November, 2018.
- Martínez RN, Apaldetti C, Colombi CE, Praderio A, Fernandez E, Malnis OS, Correa GA, Abelin D, Alcober O. 2013. A new sphenodontian (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Late Triassic of Argentina and the early origin of the herbivore opisthodontians. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 280 (1772): 20132057.
- Pretto FA, Liparini A, Shultz, CL. 2011. A new rhynchocephalian from the Upper Triassic (Carnian) of Southern Brazil, and the oldest record of a South American Sphenodont. In: Reunión Anual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina y Ciclo de Conferencias: “Vida y obra de Florentino Ameghino”. Libro de Resúmenes y Actividades, Ameghiniana 48 (R):193–194.
- Romo de Vivar Martínez PR, Bento Soares M. 2015. Dentary morphological variation in *Clevosaurus brasiliensis* (Rhynchocephalia, Clevosauridae) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. *PLoS ONE* 10(3): e0119307. DOI:10.1371/journal.pone0119307.
- Romo-de-Vivar-Martínez PR, Martinelli AG, Paes Neto VD & Soares MB. 2017. Evidence of osteomyelitis in the dentary of the late Triassic rhynchocephalian *Clevosaurus brasiliensis* (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from southern Brazil and behavioral implications. *Hist Biol* 29(3):320–327. DOI:10.1080/08912963.2016.1158258
- Romo de Vivar PR, Martinelli AG, Hsiou AS and Soares MB. Submitted. A new rhynchocephalian from the Late Triassic of southern Brazil enhances eusphenodontian diversity. *J Syst Palaeont*.
- Säilä LK. 2005. A new species of the sphenodontian reptile *Clevosaurus* from the Lower Jurassic of South Wales. *Palaeontology*, 48:817–831.
- Schultz CL. 2005. Biostratigraphy of the non-marine Triassic: is a global correlation based on tetrapod faunas possible? In: Koutsoukos E.A.M. (Org.), 2005. *Applied Stratigraphy*. 1ed. Dordrecht: Springer. 23:123–145.
- Schultz CL, Langer MC and Montefeltro F. 2016. A new rhynchosaur from south Brazil (Santa Maria Formation) and rhynchosaur diversity patterns across the Middle-Late Triassic boundary. *Paläontologische Zeitschrift* 90:593–609.

- Scartezini C, Paes Neto VD, Soares MB. 2018. Afloramentos fossilíferos do município Vale do Sol, RS (Triássico Superior, Supersequência Santa Maria), Brasil: identificação taxonômica, bioestratigrafia e análise de cluster da composição. Livro de Resumos PaleoRS, Unisinos, São Leopoldo, RS, Brazil, 16-18 November, 2018. [Fossiliferous outcrops of Vale do Sol county, RS (Late Triassic, Santa Maria Supersequence), Brazil: taxonomic identification, biostratigraphy and cluster analysis of the composition]
- Smith JB and Dodson P. 2003. A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentition. *J Vert Paleont* 23(1):1–12.
- Soares MB, Schultz CL and Horn BLD. 2011. New information on *Riograndia guaibensis* Bonaparte, Ferigolo & Ribeiro, 2001 (Eucynodontia, Trithelodontidae) from the Late Triassic of southern Brazil: anatomical and biostratigraphic implications. *An Acad Bras Cienc.* 83:329–354.
- Soares MB., Martinelli AG, Oliveira TV. 2014. A new prozostrodontian cynodont (Therapsida) from the Late Triassic *Riograndia* Assemblage Zone (Santa Maria Supersequence) of Southern Brazil. *An Acad Bras Ciênc.* 86(4):1673–1691.
- Whiteside DI. 1986. The head skeleton of the Rhaetian sphenodontid *Diphydontosaurus avonis* gen. et sp. nov. and the modernizing of a living fossil. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 312(1156):379–430.
- Zerfass H, Lavina EL, Schultz CL, Garcia AJV, Faccini UF, Chemale. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of southernmost Brazil: a contribution to southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sediment Geol.* 161:85–105.

## Figures Captions

**Figure 1.** A, location map showing the site with rhynchocephalian fossils in the Triassic of Rio Grande do Sul state, southern Brazil; B, Degrau site indicating the level where MMACR-PV-051-T was found; C, chrono- and biostratigraphy of Triassic units with vertebrate assemblage zones (AZ) and the Brazilian rhynchocelaphian fossil record. The ages (Ma) of the column follow Gradstein et al. (2012), chrono- and biostratigraphy were modified from Zerfass et al. (2003) and Horn et al. (2014), the maximum deposition ages of *Hyperodapedon* and *Riograndia* AZs were taken from Langer et al. (2018).

**Figure 2.** Indeterminate Rhynchocephalia MMACR-PV-051-T from the Late Carnian *Hyperodapedon* AZ, Candelária Sequence, Santa Maria Supersequence (Rio Grande do Sul, Brazil). A-B, left incomplete palatine bone MMACR-PV-051-T in medial (A) and ventral (B) views. C, isolate right palatine of *Clevosaurus brasiliensis* UFRGS-PV-0827-T in medial view (inverted for comparative purpose). Abbreviations: 1-5, tooth position; en, enamel; Pl.Lr, lateral tooth row of palatine; wf, wear facet.

**Figure 3.** *Clevosaurus brasiliensis*, Late Triassic of southern Brazil, specimen UFRGS-PV-0613-T. A, detail of most of the right portion of the palate in ventral view. B, detail of most of the left portion of the palate in medioventral view. C, detail of most of the left portion of the palate indicating limits of left palatine. D, right palatine and portion of jaw in lateral view (the right maxilla is absent). Abbreviations: /1-2, tooth position; /cr, crest; ect, ectopterygoid; fect, facet for ectopterygoid; fmx, facet for maxilla; mx, maxilla; fprf, facer for prefrontal; Pl.Lr, lateral (first) tooth row of palatine;

Pl.2, second tooth row of the palatine; l.de, left dentary; Pl.it, palatal isolated tooth; l.pal, left palatine; r.de, right dentary; r.pal, right palatine; pt, pterygoid; vo, vomer. The arrows in "A" indicate very tiny cusps.

**Figure 4.** *Clevosaurus brasiliensis*, Late Triassic of southern Brazil, specimen UFRGS-PV-0827-T. Right isolate palatine in lateral (A), medial (B) and ventral (C), and medioventral (D) views. In D the area in which the pterygoid contacts the palatine (fpt) is indicated. Abbreviations: fect, facet for ectopterygoid; fpt, facet for pterygoid; Pl.it, palatal isolated tooth; Pl.2cr, second palatal row defining a crenulated ridge; Pl.Lr, lateral tooth row of palatine (1-6, tooth position).



Figure 2

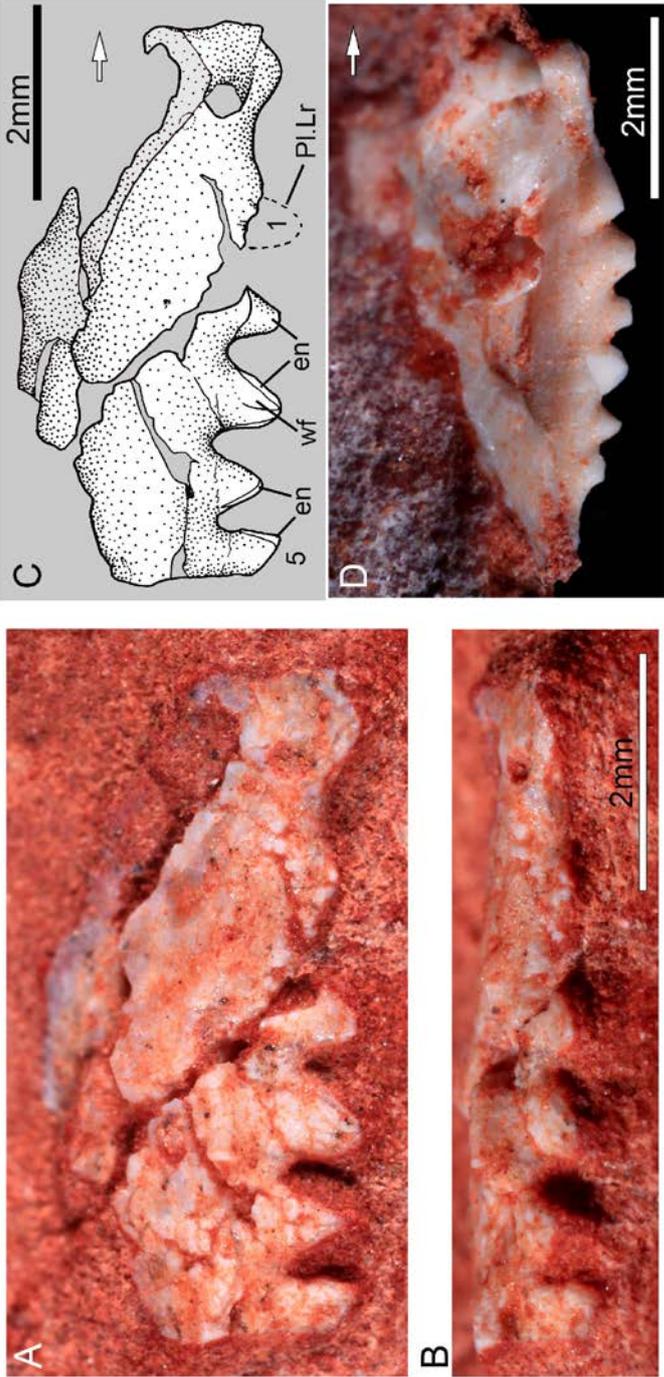


Figure 3

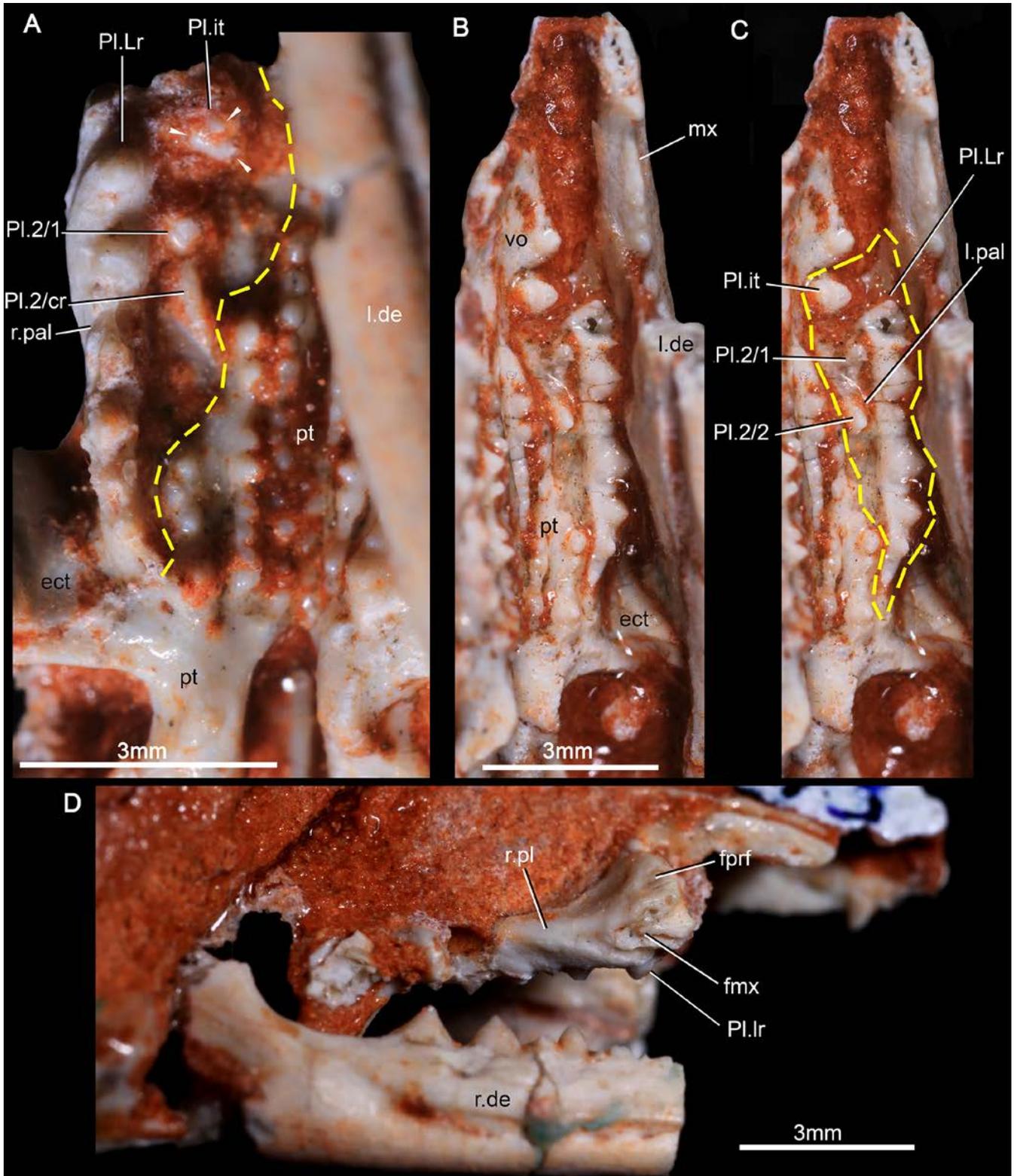
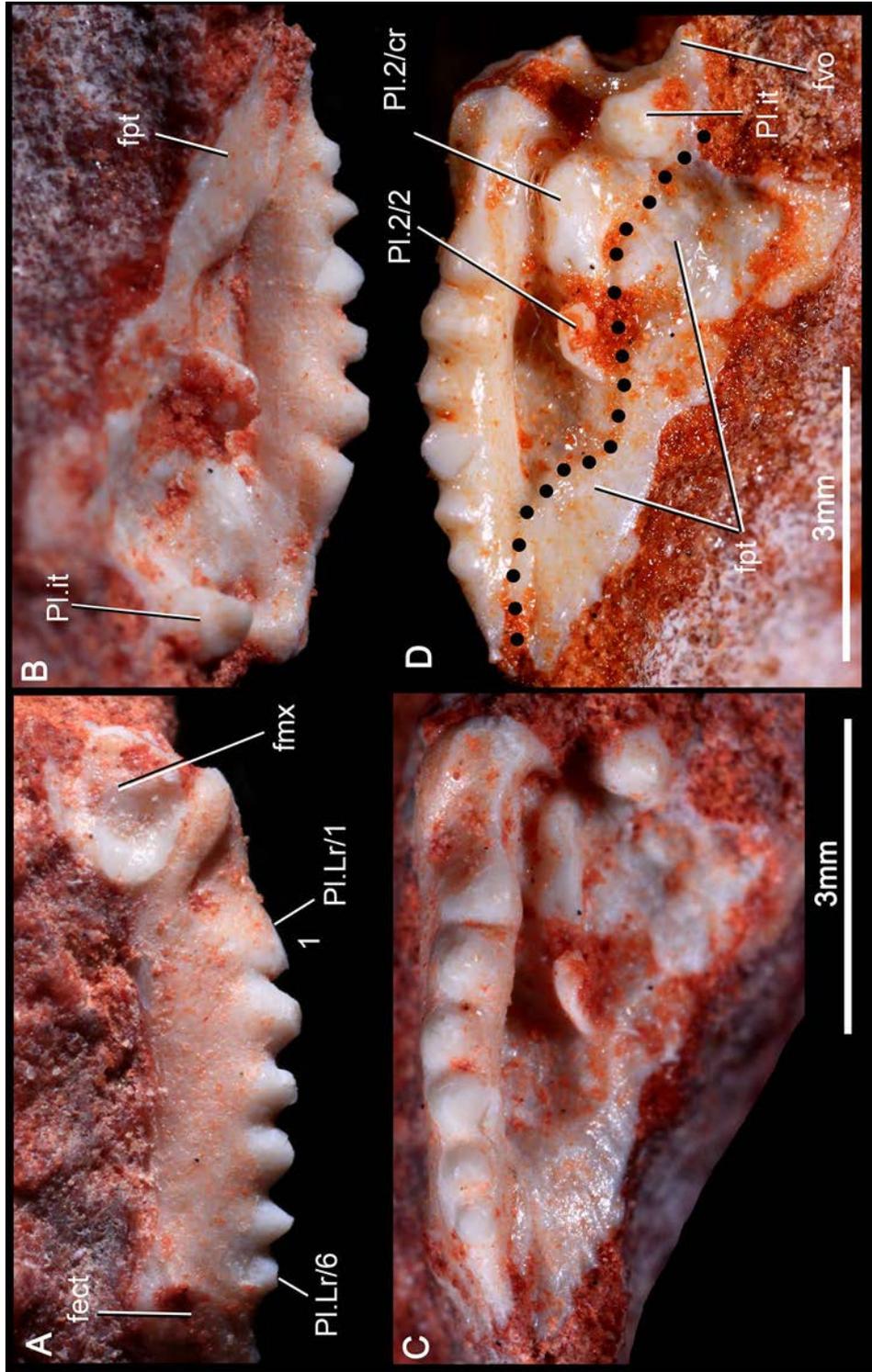


Figure 4



## PARTE III

## ANEXOS

## Quadros

## Quadro A1. Mudanças nas posições filogenéticas em alguns taxa.

**Notas:** As lacunas em branco referem-se à ausência de citação do táxon na bibliografia em questão. Eusuchia sensu Evans, 1980: Diapsida inclui Archosauria, Squamata, e Eusuchia; \* estes dados foram retirados de Late Triassic of Great Britain (In Triassic Life on Land);\*\* embora não está fortemente suportado (Ezcurra 2016: p. 310).

Idade	Taxon	Unidade Geológica	Descrição Original	Gauthier et al. 1988	Müller 2004	Evans & Borsuk-Bialynicka 2009
<b>CRETÁCEO</b>						
<b>Albiano</b>	<i>Huehuecuetzpalli mixtecus</i> Reynoso, 1998	Middle Mb of Tlayúa Fm., Mexico	Provável Squamata (grupo irmão de Squamata)			
<b>JURÁSSICO</b>						
<b>Bathoniano</b>	<i>Oxiella</i> Evans, 1998	Kirtlington Quarry, England	Squamata incertae sedis			
<b>Bathoniano</b>	<i>Balnealacerta</i> Evans, 1998	Kirtlington Quarry, England (Paramacellodid)	Scincomorpha			
<b>Bathoniano</b>	<i>Bellairsia</i> Evans, 1998	Kirtlington Quarry, England (Paramacellodid)	Scincomorpha			
<b>Mesojurássico</b>	<i>Marmoretta oxoniensis</i> Evans, 1991	Old Cement Works Quarry, England	Lepidosauromorpha			Lepidosauromorpha (basal) (grupo irmão de Sophineta + Lepidosauria)

<b>Toarciano-Aaleaniano</b>	<i>Bharatagama rebbanensis</i> Evans et al., 2002	Upper Mb of Kota Fm., India	Acrodonta		
<b>Toarciano-Pliensbachiano</b>	<i>Tamaulipasaurus morenoi</i> Clark & Hernandez, 1994	La Boca Fm., Mexico	Lepidosauromorpha (grupo irmão de Lepidosauria ou grupo irmão de Squamata)		
<b>Hettangiano</b>	<i>Gephyrosaurus bridensis</i> Evans, 1980	Pant quarry, South Glamorgan, Wales	Diapsida "Eosuchia" sensu Evans 1980	Rhynchocephalia	Rhynchocephalia (basal) Rhynchocephalia (basal)
<b>TRIÁSSICO</b>					
<b>Noriano</b>	<i>Kuehneosuchus latissimus</i> Robinson, 1967	Batscombe Quarry, England	Squamata basal* (Kuehneosauriadae)	Lepidosauromorpha Neodiapsida	Lepidosauromorpha (basal)
<b>Noriano</b>	<i>Kuehneosaurus latus</i> Robinson, 1962	Emborough Quarry, England	Squamata basal* (Kuehneosauriadae)	Lepidosauromorpha Neodiapsida	Lepidosauromorpha (basal)
<b>Noriano</b>	<i>Cargninia enigmatica</i> Bonaparte et al., 2010	Candelária Seq., Sta Maria SuperSeq., Brazil	Lepidosauria (relation whit Kuehneosauridae)		
<b>Carniano</b>	<i>Icarosaurus siefkeri</i> Colbert, 1966	Lokatong Fm., USA	Squamata (Lacertila) (Kuehneosauriadae)	Lepidosauromorpha Neodiapsida	Lepidosauromorpha (basal)
<b>Landiano</b>	<i>Fraxinisaura rozynekae</i> Schoch & Sues 2018	Erfurt Fm., Germany	Lepidosauromorpha		
<b>Anisiano</b>	<i>Megachirella wachtleri</i> Renesto & Posenato, 2003	Dont Dolomites Fm., Italy	Lepidosauromorpha		
<b>Anisiano</b>	<i>Coartaredens isaaci</i> Spencer & Storrs, 2002	Otter Sandstone Fm., England	Lepidosauromorpha		
<b>Olenekiano</b>	<i>Sophineta cracoviensis</i> Evans &	Czatkowice quarry, Poland	Lepidosauromorpha (basal, grupo irmão de		Lepidosauromorpha (basal)

	<i>Borsuk-Bialynicka, 2009</i>		Lepidosauria)	
<b>Olenekiano</b>	<i>Pamelina polonica Evans, 2009</i>	Czatkowice quarry, Poland	Lepidosauromorpha (Kuehneosauriadae)	Lepidosauromorpha (basal)
<b>Induano-Olenekiano</b>	<i>Paliguana whitei Broom, 1903</i>	Karoo Basin, South Africa	Squamata (probável relação com Iguania)	Lepidosauromorpha (basal)

**Cont. Quadro A1. Mudanças nas posições filogenéticas em alguns taxa.**

Idade	Taxon	Gauthier <i>et al</i> 2012	Ezcurra 2014, 2016	Conrad 2018	Simões <i>et al.</i> 2018	Schoch & Sues 2018
<b>CRETÁCEO</b>						
<b>Albiano</b>	<i>Huehuecuetzpalli mixtecus Reynoso, 1998</i>	Stem Squamata	Squamata	O mais basal Squamata	Stem squamata	Stem Squamata
<b>JURÁSSICO</b>						
<b>Bathoniano</b>	<i>Oxiella Evans, 1998</i>					
<b>Bathoniano</b>	<i>Balnealacerta Evans, 1998</i>					
<b>Bathoniano</b>	<i>Bellairsia Evans, 1998</i>					
<b>Mesojurássico</b>	<i>Marmoretta oxoniensis Evans, 1991</i>				Stem squamata	Lepidosauromorpha (clado com Fraxinisaura)
<b>Toarciano-Aaleaniano</b>	<i>Bharatagama rebbanensis Evans et al., 2002</i>				Rhynchocephalia	
<b>Toarciano-Pliensbachiano</b>	<i>Tamaulipasaurus morenoi Clark &amp; Hernandez, 1994</i>					

<b>Hettangiano</b>	<i>Gephyrosaurus bridensis</i> Evans, 1980	Rhynchocephalia (basal) Rhynchocephalia		Rhynchocephalia
<b>TRIÁSSICO</b>				
<b>Noriano</b>	<i>Kuehneosuchus latissimus</i> Robinson, 1967		Diapsida non- Lepidosauomorpha	
<b>Noriano</b>	<i>Kuehneosaurus latus</i> Robinson, 1962		Diapsida non- Lepidosauomorpha	
<b>Noriano</b>	<i>Cargninia enigmatica</i> Bonaparte et al., 2010			
<b>Carniano</b>	<i>Icarosaurus siefkeri</i> Colbert, 1966		Diapsid non- Lepidosauomorpha	Lepidosauomopha
<b>Landiano</b>	<i>Fraxinisaura rozynekae</i> Schoch & Sues 2018			Lepidosauomopha (clado com Marmoretta)
<b>Anisiano</b>	<i>Megachirella wachtleri</i> Renesto & Posenato, 2003		Stem squamata	
<b>Anisiano</b>	<i>Coartaredens isaaci</i> Spencer & Storrs, 2002			
<b>Olenekiano</b>	<i>Sophineta cracoviensis</i> Evans & Borsuk-Bialynicka, 2009		Lepidosauomopha	Lepidosauomopha
<b>Olenekiano</b>	<i>Pamelina polonica</i> Evans, 2009		Diapsida non- Lepidosauomorpha	
<b>Induano- Olenekiano</b>	<i>Paliguana whitei</i> Broom, 1903	Lepidosauomorpha (basal)/ O mais basal Lepidosauomorpha**	Diapsida non- Lepidosauomorpha	Lepidosauomopha

**Quadro A2. Registro de Lepidosauromorpha não-Lepidosauria.**

**Notas:** \* Como foi observado no Quadro A1, o grupo Kuehneosauriadae não é considerado como Lepidosauromorpha por alguns autores. Os dados, não inclusos das descrições originais foram obtidos de Benton (2015); Evans e Jones (2010); Fatskovsky *et al.*(1995); Uhl *et al.* (2014).

Idade	Táxon	Autor(es)	País	Unidade Geológica	Ambiente
<b>JURÁSSICO</b>					
<b>Toarciano-Pliensbachiano</b>	<i>Tamaulipasaurus morenoi</i>	Clark e Hernandez, 1994	México	Fm. La Boca	Fluvial-lacustre
<b>TRIÁSSICO</b>					
<b>Noriano</b>	<i>Kuehneosuchus latissimus*</i>	Robinson, 1967	Inglaterra	Batscombe Quarry	Pequena ilha relativamente seca
<b>Noriano</b>	<i>Kuehneosaurus latus*</i>	Robinson, 1962	Inglaterra	Emborough Quarry	Pequena ilha relativamente seca
<b>Carniano</b>	<i>Icarosaurus siefkeri*</i>	Colbert, 1966	EUA	Fm. Lockatong	Lacustre
<b>Landiano</b>	<i>Fraxinisaura rozynekae</i>	Schoch e Sues 2018	Alemanha	Fm. Erfurt	Lago de água doce
<b>Anisiano</b>	<i>Coartaredens isaaci</i>	Spencer e Storrs, 2002	Inglaterra	Fm. Otter Sandstone	Planície de inundação (com lagoas temporárias)
<b>Olenekiano</b>	<i>Sophineta cracoviensis</i>	Evans e Borsuk-Bialynicka, 2009	Polônia	Czatkowice quarry	Fluvia-lacustre, com influência eólica.
<b>Olenekiano</b>	<i>Pamelina polonica*</i>	Evans, 2009	Polônia	Czatkowice quarry	Fluvia-lacustre, com influência eólica.
<b>Induano-Olenekiano</b>	<i>Paliguana whitei</i>	Broom, 1903	África do Sul	Karoo Basin	Fluvial (meandrante, planície de inundação, seco)

### Quadro A3. Registro Mesozoico de Rhynchocephalia.

**Notas:** Retirado e modificado de Romo de Vivar (2014). Os dados, não inclusos das descrições originais foram obtidos de Baez *et al.* (2007); Bernier *et al.* (2014); Carannante *et al.* (2006); Condon (2000); Evans *et al.* (2004); Eriksson (1986); Haddumi *et al.* (2008); Hurst (1985); Imis e Knoll (2008); Izumi (2005); Ortega *et al.* (2000); Peyer *et al.* (2014); Röhl e Schimid-Röhl (2005); Röper (2005); Tanner e Hubert (1992); Xing *et al.* (2013); Whiteside (2016); Whitside e Marshall (2008). **L**; Largerstätten. **?**; Dúvida se poderia pertencer a um grupo menos inclusivo por falta de análisis filogenéticos; **(?)**; Dúvida se pertence a este grupo. \* Gêneros em sinonímia segundo Jones (2006a). \*\* Gêneros em sinonímia segundo alguns autores (e.g Gentil *et al.*, 2019). \*\*\* *Bharatagama rebbanensis*, recentemente considerado um rincocefálio por Conrad (2017).

Idade		Táxon	Autor(es)	País	Unidade Geológica	L	Ambiente
<b>CRETÁCEO</b>							
<b>Campaniano</b>	Neosphenodontia	<i>Kawasphenodon expectatus</i>	Apesteguía, 2005	Río Negro, Argentina	Fm. Los Alamitos		Transicional, água doce para marinho
<b>Campaniano</b>	Neosphenodontia	Sphenodontinae indet.	Apesteguía e Jones 2011	Río Negro, Argentina	Fm. Allen		Lacustre com influência fluvial
<b>Campaniano</b>	Neosphenodontia?	<i>Lamarquesaurus cabazai</i>	Apesteguía e Rougier, 2007	Río Negro, Argentina	Fm. Allen		Lacustre com influência fluvial
<b>Turoniano-Santoniano</b>	?	Indet.	Hsiou <i>et al.</i> , 2016	São Paulo, Brasil	Fm. Adamantina (Gr. Bauru)		Fluvial
<b>Turoniano</b>	Neosphenodontia	<i>Patagosphenos watuku</i>	Gentil <i>et al.</i> , 2019	Río Negro, Argentina	Fm. Huincul		Fluvial
<b>Cenomaniano</b>	Neosphenodontia	<i>Priosphenodon avelasi</i>	Apesteguía e Novas, 2003	Río Negro, Argentina	Fm. Candeleros , "La Buitrera"		Fluvial-Lacustre (rios entrelaçados e meandantes)
<b>Cenomaniano</b>	Neosphenodontia	<i>Kaikaifilusaurus calvoi</i> **	Simon e Kellner 2005	Río Negro, Argentina	Fm. Candeleros		Fluvial-lacustre (rios entrelaçados e meandantes)
<b>Albiano?</b>	Neosphenodontia	<i>Priosphenodon minimus</i> **	Apesteguía e Carballido 2014	Chubut, Argentina	Mb. La Paloma da Fm. Cerro Barcinoloc (Gr. Chubut)		Árido dominado por piroclastos

<b>Albiano</b>	Neosphenodontia	<i>Pamizinsaurus tlayuaensis</i>	Reynoso, 1997	Puebla, México	Mb médio da Fm. Tlayúa	x	Lagoa rasa back-reef ou bacia marinha aberta
<b>Albiano</b>	Neosphenodontia	<i>Ankylosphenodon pachyostosus</i>	Reynoso, 2000	Puebla, México.	Mb. médio da Fm. Tlayúa	x	Lagoa rasa back-reef ou bacia marinha aberta
<b>Albiano</b>	?	<i>Derasmosaurus pietraroiae</i>	Barbera & Macuglia 1988	Benevento, Italia	Pietraroia	?	Lagoa rasa ou canal submarino
<b>Albiano</b>	Neosphenodontia	Sphenodontidae indet.	Cau <i>et al.</i> , 2014	Benevento, Italia	Le Cavere Quarry, Pietraroia	?	Lagoa rasa ou canal submarino
<b>Aptiano-Albiano</b>	?	Rhynchocephalia ident.	Evans <i>et al.</i> , 2004	Benevento, Italia	Pietraroia	?	Lagoa rasa ou canal submarino
<b>Barremiano-Aptiano</b>	Neosphenodontia	<i>Toxolophosaurus cloudi</i>	Olson, 1960	Montana, EUA	Fm. Kootenai		Fluvial-lacustre
<b>Valanginiano</b>	?	Sphenodontia indet	Ross <i>et al.</i> , 1999	Cape, Africa do sul	Fm. Kirkwood		Fluvial-lacustre
<b>Valanginiano</b>	Neosphenodontia	aff. <i>Opisthias</i> sp.+	Rich <i>et al.</i> , 1983	Cape, Africa do sul	Fm. Kirkwood		Fluvial-lacustre
<b>Valanginiano</b>	Neosphenodontia	?Sphenodontidae	Rich <i>et al.</i> , 1983	Cape, Africa do sul	Fm. Kirkwood		Fluvial-lacustre
<b>Berriasiano</b>	Sphenodontia (?)	<i>Tingitana anoualae</i>	Evans e Sigogneau-Russel, 1997	Marrocos	Fm. Ksar Metlili		Planície fluvial deltaica associada a lagos episódicos
<b>JURÁSSICO</b>							
<b>Tithoniano</b>	Neosphenodontia	<i>Pleurosaurus goldfussi</i>	Meyer, 1831	Bavária, Alemanha	Fm. Solnhofen	x	Lagoa
<b>Tithoniano</b>	Neosphenodontia	<i>Homoeosaurus maximiliani</i>	Meyer, 1845	Bavária, Alemanha	Fm. Solnhofen	x	Lagoa
<b>Tithoniano</b>	Neosphenodontia	<i>Kallimodon pulchellus</i>	Zittel, 1887	Bavária, Alemanha	Fm. Solnhofen	x	Lagoa
<b>Tithoniano</b>	Neosphenodontia	<i>Pleurosaurus ginsburgi</i>	Fabre, 1974	França	Fm. Canjuers	x	Lagoa
<b>Tithoniano</b>	Neosphenodontia	<i>Oenosaurus muehlheimensis</i>	Rauhut <i>et al.</i> , 2012	Bavária central, Alemanha	Fm. Mörsheim	x	Lagoa
<b>Kimmeridgiano</b>	Neosphenodontia	<i>Vadasaurus herzogi</i>	Bever e Norell 2017	Bavária, Alemanha	Fm. Solnhofen	X	Lagoa
<b>Kimmeridgiano</b>	Neosphenodontia	<i>Sapheosaurus thiollierei</i>	Meyer, 1850	França	Fm. Cerin	x	Lagoa tropical em comunicação com laguna de

						arrecifees (reef lagoon)
<b>Kimmeridgiano</b>	Neosphenodontia	<i>Opisthias rarus</i>	Gilmore, 1909	EUA	Fm. Morrison	Ambiente redutor de pântano ou lagos pequenos e lagoas rasas
<b>Kimmeridgiano</b>	Neosphenodontia	<i>Theretairus antiquus</i>	Simpson, 1926	EUA	Fm. Morrison	ambiente redutor de pântano ou lagos e lagoas rasas
<b>Kimmeridgiano</b>	Neosphenodontia	<i>Eilenodon robustus</i>	Rasmussen e Callison, 1981	EUA	Fm. Morrison	Ambiente redutor de pântano ou lagos e lagoas rasas
<b>Calloviano-Oxfordiano?</b>	Sphenodontia	<i>Sphenocondor gracilis</i>	Apesteuguía <i>et al.</i> 2012	Província Chubut, Argentina	Mb. inferior da Fm. Asfalto	Lacustre
<b>Toarciano</b>	Neosphenodontia	<i>Palaeopleurosaurus posidoniae</i>	Carroll, 1985	Holzmaden, Alemanha	Fm. Posidonia Shale	Águas rasas, com flutuações nos níveis de oxigênio
<b>Toarciano-Aaleniano (?)</b>	Sphenodontia	<i>Godavarisaurus lateefi</i>	Evans, Prasad e Manhas 2001	Índia	Fm. Kota	Fluvial-lacustre
<b>Toarciano-Aaleniano (?)</b>	Sphenodontia	<i>Rebbanasaurus jaini</i>	Evans, Prasad e Manhas 2001	Índia	Fm. Kota	Fluvial-lacustre
<b>Toarciano-Aaleniano (?)</b>	Neosphenodontia?	<i>Bharatagama rebbanensis</i> ***	Evans, Prasad e Manhas 2002	Índia	Fm. Kota	Fluvial-lacustre
<b>Toarciano-Pliensbachiano</b>	Neosphenodontia	<i>Cynosphenodon huizachalensis</i>	Reynoso 1996	Tamaulipas, México	Fm. La Boca	Fluvial-lacustre
<b>Toarciano-Pliensbachiano</b>	Eusphenodontia	Aff. <i>Clevosaurus</i>	Reynoso e Cruz 2014	Tamaulipas, México	Fm. La Boca	Fluvial-lacustre
<b>Toarciano-Pliensbachiano</b>	Neosphenodontia	Aff. <i>Opisthias</i>	Reynoso e Cruz 2014	Tamaulipas, México	Fm. La Boca	Fluvial-lacustre
<b>Toarciano-Pliensbachiano</b>	Neosphenodontia	<i>Zapatadon ejidoensis</i>	Reynoso e Clark 1998	Tamaulipas, México	Fm. La Boca	Fluvial-lacustre
<b>Toarciano-Pliensbachiano</b>	Neosphenodontia	<i>Sphenovipera jimmysjoyi</i>	Reynoso, 2005	Tamaulipas, México	Fm. La Boca	Fluvial-lacustre
<b>Sinemuriano</b>	Eusphenodontia	<i>Clevosaurus wangi</i> *	Wu, 1994	Província Yunnan, China	Base da Fm. Lufeng	Lacustre-Fluvial (Planície de Inundação)
<b>Sinemuriano</b>	Eusphenodontia	<i>Clevosaurus mcgilli</i> *	Wu, 1994	Província Yunnan, China	Base da Fm. Lufeng	Lacustre-Fluvial (Planície de Inundação)
<b>Hettangiano?</b>	Eusphenodontia	<i>Clevosaurus petilus</i> *	(Young 1982) Wu, 1994	Província Yunnan, China	Base da Fm. Lufeng	Lacustre-Fluvial (Planície de Inundação)

<b>Hettangiano</b>	Eusphenodontia	<i>Clevosaurus bairdi</i>	Sues, Shubin e Olsen, 1994	Nova Escócia, Canadá	Fm. McCoy Brook	Eólico-Fluvial-Lacustre
<b>?Hettangiano</b>	Rhynchocephalia	<i>Gephyrosaurus bridensis</i>	Evans, 1980	South Glamorgan, País de Gales	Pant quarry	Fissuras preenchidas (fissure fillings)
<b>?Hettangiano</b>	Eusphenodontia	<i>Clevosaurus convallis</i>	Säilä, 2005	South Glamorgan, País de Gales	Pant quarry	Fissuras preenchidas (fissure fillings)
<b>?</b>	Eusphenodontia	<i>Clevosaurus sp</i>	Sues e Reisz, 1995	Africa do sul	Fm. Elliot ou Fm. Clarens	Fluvial
<b>TRIÁSSICO</b>						
<b>Rhetiano</b>	Eusphenodontia	<i>Clevosaurus cambrica</i>	Keeble, Whiteside e Benton 2018	Gales do Su, País de Gales	Pant-y Ffynnon Quarry	Sistema cárstico superficial/fissuras preenchidas; regime misto de água doce e salgada
<b>Rhetiano</b>	Eusphenodontia	<i>Clevosaurus sectumsemper</i>	Klein <i>et al.</i> , 2015	South Gloucestershire, Inglaterra	Woodleaze quarry	Sistema cárstico superficial/fissuras preenchidas; regime misto de água doce e salgada
<b>Rhetiano</b>	Sphenodontia	<i>Diphydontosaurus avonis</i>	Whiteside, 1986	South Gloucestershire, Inglaterra	Tytherington quarry	Sistema cárstico superficial/fissuras preenchidas; regime misto de água doce e salgada
<b>Rhetiano</b>	Rhynchocephalia	<i>Gephyrosaurus evansae</i>	Whiteside & Duffin 2017	Somerset, Inglaterra	'Microlestes' quarry no Holwell quarry	Depósitos em fissuras
<b>Rhetiano</b>	Sphenodontia	<i>Diphydontosaurus sp</i>	Whiteside & Duffin 2017	Somerset, Inglaterra	'Microlestes' quarry no Holwell quarry	Depósitos em fissuras
<b>Rhetiano</b>	Rhynchocephalia (?)	<i>Penegephyrosaurus curtiscoppi</i>	Whiteside & Duffin 2017	Somerset, Inglaterra	'Microlestes' quarry no Holwell quarry	Depósitos em fissuras
<b>Rhetiano</b>	Rhynchocephalia	"Gephyrosauridae" ident 1	Whiteside & Duffin 2017	Somerset, Inglaterra	'Microlestes' quarry no Holwell quarry	Depósitos em fissuras
<b>Rhetiano</b>	Rhynchocephalia	"Gephyrosauridae" ident2	Whiteside & Duffin 2017	Somerset, Inglaterra	'Microlestes' quarry no Holwell quarry	Depósitos em fissuras
<b>Rhetiano</b>	?	Indet.	Whiteside & Duffin 2017	Somerset, Inglaterra	'Microlestes' quarry no Holwell quarry	Depósitos em fissuras

<b>Noriano-Rhetiano</b>	Rhynchocephalia (?)	<i>Deltadectes elvetica</i>	Whiteside <i>et al.</i> , 2017	Hallau, Suíça	Mb. Gruhalde da Fm. Klettgau	Praia (atravessado por canais)
<b>Noriano-Rhetiano</b>	Sphenodontia ?	<i>Paleollanosaurus sp</i>	Whiteside <i>et al.</i> , 2017	Hallau, Suíça	Mb. Gruhalde da Fm. Klettgau	Praia (atravessado por canais)
<b>Noriano-Rhetiano</b>	Sphenodontia	<i>cf. Diphydontosarus sp.</i>	Whiteside <i>et al.</i> , 2017	Hallau, Suíça	Mb. Gruhalde da Fm. Klettgau	Praia (atravessado por canais)
<b>Noriano-Rhetiano</b>	?	Sphenodontia indet	Whiteside <i>et al.</i> , 2017	Hallau, Suíça	Mb. Gruhalde da Fm. Klettgau	Praia (atravessado por canais)
<b>Noriano-Rhetiano</b>	Sphenodontia	<i>Planocephalosaurus robinsonae</i>	Fraser, 1982	South Gloucestershire, Inglaterra	Cromhall quarry	Sistema cárstico superficial/fissuras preenchidas; regime misto de água doce e salgada
<b>Noriano-Rhetiano</b>	Sphenodontia ?	<i>Whitakersaurus bermani</i>	Heckert <i>et al.</i> 2008	Novo México, EUA	Fm. Rock Point	Lagoa efêmera
<b>Noriano</b>	Eusphenodontia	<i>Gen. sp Nova estas teses</i>	Romo de Vivar <i>et al.</i> ,	Rio Grande do Sul, Brasil	Topo da Seq. Candelária da SuperSeq. Sta Maria	Fluvial/Deltaico
<b>Noriano</b>	Eusphenodontia	<i>Clevosaurus brasiliensis</i>	Bonaparte e Sues, 2006	Rio Grande do Sul, Brasil	Topo da Seq. Candelária da SuperSeq. Sta Maria	Fluvial/Deltaico
<b>Noriano</b>	Neosphenodontia	<i>Sphenotitan leyesi</i>	Martínez <i>et al.</i> , 2013	Província de San Juan, Argentina	Fm. Quebrada del Barro	Planície de inundação
<b>Carniano-Rhetiano</b>	Eusphenodontia	<i>Clevosaurus hudsoni</i>	Swinton, 1939	South Gloucestershire, Inglaterra	Cromhall quarry	Sistema cárstico superficial/fissuras preenchidas; regime misto de água doce e salgada
<b>Carniano-Rhetiano</b>	Sphenodontia (?)	<i>Sigmala sigmala</i>	Fraser, 1986	South Gloucestershire, Inglaterra	Cromhall quarry	Sistema cárstico superficial/fissuras preenchidas; regime misto de água doce e salgada
<b>Carniano-Rhetiano</b>	Sphenodontia	<i>Pelecymala robustus</i>	Fraser, 1986	South Gloucestershire, Inglaterra	Cromhall quarry	Sistema cárstico superficial/fissuras preenchidas; regime misto de

						água doce e salgada
<b>Carniano-Rhetiano</b>	Eusphenodontia	<i>Clevosaurus minor</i>	Fraser, 1988	South Gloucestershire, Inglaterra	Cromhall quarry	Sistema cárstico superficial/fissuras preenchidas; regime misto de água doce e salgada
<b>Carniano-Noriano</b>	Neosphenodontia	<i>Fraserosphenodon latidens</i>	(Fraser, 1993) Flores-Herrera et al., 2018	South Gloucestershire, Inglaterra	Cromhall quarry	Sistema cárstico superficial/fissuras preenchidas; regime misto de água doce e salgada
<b>Carniano-Noriano</b>	Eusphenodontia	<i>Polysphenodon sp.</i>	Jaekel, 1911	Hannover, Alemanha	Fm. Keuper	Praia
<b>Carniano</b>	Eusphenodontia	<i>Gen. sp Nova (no prelo)</i>	Hsiou et al.,	Rio Grande do Sul, Brasil	Base da Seq. Candelária da SuperSeq. Sta Maria	Fluvial
<b>Carniano</b>	?	Indet. (esta tese)	Romo de Vivar et al.,	Rio Grande do Sul, Brasil	Base da Seq. Candelária da SuperSeq. Sta Maria	Fluvial
<b>Carniano</b>	Eusphenodontia	<i>Brachyrhinodon taylori</i>	Huene, 1910	Escócia	Fm. Lossiemouth Sandstone	Lagoas de baixa salinidade; Estuário; Marinho; Água doce
<b>Carniano</b>	Sphenodontia ?	<i>Paleollanosaurus fraseri</i>	Heckert, 2004	Texas, EUA	Fm. Tecovas	Pequeno canal fluvial em uma planície úmida/Fluvial para lacustre
<b>Carniano</b>	Sphenodontia	<i>Planocephalosaurus lucasi</i>	Heckert, 2005	Texas, EUA	Fm. Tecovas	Pequeno canal fluvial em uma planície úmida/Fluvial para lacustre
<b>Carniano</b>	Sphenodontia	Aff. <i>Diphydontosaurus</i>	Heckert, 2004	Texas, EUA	Fm. Tecovas	Pequeno canal fluvial em uma planície úmida/Fluvial para lacustre
<b>Carniano</b>	Sphenodontia	Aff. <i>Clevosaurus</i> +	Heckert, 2004	Texas, EUA	Fm. Tecovas	Pequeno canal fluvial em uma planície úmida/Fluvial para lacustre
<b>Carniano</b>	?	<i>Indet.</i>	Heckert, 2004	Texas, EUA	Fm. Tecovas	Pequeno canal fluvial em uma planície úmida/Fluvial para

						lacustre
<b>Landiniano</b>	Sphenodontia	"Vellberg jaws" cf. Diphydontosarus sp.	Jones <i>et al.</i> , 2013	Sul da Alemanha	Fm. Erfurt	Lago de água doce

**Quadro A4. Material dos holótipos de Rhynchocephalia.**

**Nota:** Os dados foram obtidos da fonte original, ver Quadro A3.

	<b>Táxon</b>	<b>Material que compõe o holótipo</b>
1	<i>Kawasphenodon expectatus</i>	Dentário
2	<i>Lamarquesaurus cabazai</i>	Maxilar
3	<i>Patagosphenos watuku</i>	Indivíduo incompleto desarticulado: palatinos, dentário, maxilar, escapulacoracoides, fíbula, ungueal
4	<i>Priosphenodon avelasi</i>	Parte de um esqueleto articulado
5	<i>Kaikaifilusaurus calvoi</i>	Dentário
6	<i>Priosphenodon minimus</i>	Sincrânio
7	<i>Pamizinsaurus tlayuaensis</i>	Esqueleto (juvenil)
8	<i>Ankylosphenodon pachyostosis</i>	Porção anterior do esqueleto com sincrânio
9	<i>Derasmosaurus pietraroiae</i>	Esqueleto
10	<i>Toxolophosaurus cloudi</i>	Dentário com ossos pós-dentários
11	<i>Tingitana anoualae</i>	Dentário (juvenil)
12	<i>Pleurosaurus goldfussi</i>	Esqueleto
13	<i>Homoeosaurus maximiliani</i>	Esqueleto
14	<i>Kallimodon pulchellus</i>	Esqueleto
15	<i>Pleurosaurus ginsburgi</i>	Esqueleto
16	<i>Oenosaurus muehlheimensis</i>	Parte do crânio e dentários com ossos pós-dentários
17	<i>Vadasaurus herzogi</i>	Esqueleto quase completo
18	<i>Sapheosaurus thiollierei</i>	Esqueleto
19	<i>Opisthias rarus</i>	Dentário com ossos pós-dentários
20	<i>Theretairus antiquus</i>	Dentário
21	<i>Eilenodon robustus</i>	Dois porções de dentários com ossos pós-dentários

22	<i>Sphenocondor gracilis</i>	Dentário
23	<i>Palaeopleurosaurus posidoniae</i>	Esqueleto
24	<i>Godavarisaurus lateefi</i>	Dentário
25	<i>Rebbanasaurus jaini</i>	Dentário
26	<i>Bharatagama rebbanensis</i>	Dentário
27	<i>Cynosphenodon huizachalensis</i>	Dentário
28	<i>Zapatadon ejidoensis</i>	Crânio
29	<i>Sphenovipera jimmysjoyi</i>	Mandíbula
30	<i>Clevosaurus wangi</i>	Sincrânio
31	<i>Clevosaurus mcgilli</i>	Sincrânio
32	<i>Clevosaurus petilus</i>	Sincrânio
33	<i>Clevosaurus bairdi</i>	Parte do sincrânio associado a manus articulada
34	<i>Gephyrosaurus bridensis</i>	Dentário
35	<i>Clevosaurus convallis</i>	Premaxilar
36	<i>Clevosaurus cambrica</i>	Maxilar
37	<i>Clevosaurus sectumsemper</i>	Dentário
38	<i>Diphydontosaurus avonis</i>	Dentário
39	<i>Gephyrosaurus evansae</i>	Fragmento do maxilar
40	<i>Penegephyrosaurus curtiscoppi</i>	Fragmento do dentário
41	<i>Deltadectes elvetica</i>	Fragmento do dentário
42	<i>Planocephalosaurus robinsonae</i>	Maxilar
43	<i>Whitakersaurus bermani</i>	Fragmento do maxilar com dentários e ossos pós-dentários incompletos
44	<i>Gen. sp Nova esta teses</i>	Fragmento de dentário (juvenil)
45	<i>Clevosaurus brasiliensis</i>	Crânio
46	<i>Sphenotitan leyesi</i>	Porção posterior do crânio e ½ com dentários e ossos pós-dentários
47	<i>Clevosaurus hudsoni</i>	Fragmentos do pre-maxilar, maxilar, e dos dentários com os ossos pós-dentários
48	<i>Sigmala sigmala</i>	Fragmento do maxilar
49	<i>Pelecymala robustus</i>	Maxilar
50	<i>Clevosaurus minor</i>	Fragmento do maxilar

51	<i>Fraserosphenodon latidens</i>	Fragmento do maxilar
52	<i>Polysphenodon sp.</i>	Moldes naturais do crânio e parte do esqueleto apendicular
53	<i>Gen. sp Nova (no prelo)</i>	Pre-maxilar, maxilar e dentário com ossos pós-dentários (incompletos) articulados
54	<i>Brachyrhinodon taylori</i>	Esqueleto
55	<i>Paleollanosaurus fraseri</i>	Dentário
56	<i>Planocephalosaurus lucasi</i>	Dentário

### Quadro A5. Registro Triássico – Jurássico de Squamata.

**Nota:** Os dados, não inclusos das descrições originais, foram obtidos de Bardet e Fernandez (2000); Carrano e Velez-Juarbe (2006); Conrad (2008); Daza *et al.* (2013); Evans (1990, 1994, 2003); Evans e Mastumoto (2015); Evans e Wang (2010); Evans *et al.* (2002); Jones (2006); Oster (2003); Röper (2005); Schwarz e Salisbury (2005); Wright *et al.* (1997); Yadagiiri (2001). **L**; Largerstätten. \* Recentemente identificados como Squamata segundo Simões *et al.*, (2018).

Idade	Táxon	Identificação taxonômica	Autor(es)	Unidade Geológica	L	Ambiente	País
<b>JURÁSSICO</b>							
Jurássico?- Cretáceo	<i>Durotrigia</i>	?	Hoffstetter, 1967	Fm. Purbeck Limestone		Lagoa rasa com alta salinidade	Inglaterra
Jurássico- Cretáceo	<i>Paramacellodus</i>	Scincomorpha/Paramacellodidae	Hoffstetter, 1983	Fm. Purbeck Limestone/Fm. Morrison/ Fm. Guimarota/ Fm. Tandagaru		Lagunar com influxo de água doce e, periodicamente, salgada	Inglaterra/EUA/Portugal/Tanzania
Jurássico- Cretáceo	<i>Saurillus</i>	Scincomorpha	Owen, 1854	Fm. Guimarota/Fm. Alcobaça		Lagunar com influxo de água doce e, periodicamente salgada	Portugal
Neojurássico- Eocretáceo	<i>Mimobecklesius</i>	Scincomorpha/Paramacellodidae	Li, 1985	Fm. Xiangou		Lago de água doce	China
Kimmeridgiano- Barremiano (K)	<i>Becklesius</i> <i>Schoenesmahl dyspesia</i>	Scincomorpha/Paramacellodidae	(Estes, 1983)Seiffert, 1973	Fm. Guimarota		Lagunar com influxo de água doce e, periodicamente, salgada	Portugal
Tithoniano			Conrad 2017	Fm. Solnhofen			Alemanha
Tithoniano	<i>Palaeolacerta</i>	relacionado com Ardeosaurus	Cocude-	Fm. Solnhofen	x	Lagoa	Alemanha

			Michel, 1961				
Tithoniano	<i>Eichstaettisaurus</i>	Scincogekkomorpha basal(stem-gekkota)	Broili, 1983	Fm. Solnhofen	x	Lagoa	Alemanha
Kimmeridgiano?-Tithoniano?	<i>Bavarisaurus</i>	Scincogekkomorpha basal	Evans, 1994	Fm. Solnhofen	x	Lagoa	Alemanha
Kimmeridgiano?-Tithoniano?	<i>Ardeosaurus</i>	Scincogekkomorpha basal (stem-gekkota)	Meyer, 1869	Fm. Solnhofen	x	Lagoa	Alemanha
Kimmeridgiano-Tithoniano	<i>Dorsetisarus</i>	Scincomorpha	Hoffstetter, 1967	Fm. Morrison/Fm. Guimarota		Ambiente redutor de pântano ou lagunar com influxo de água doce e, periodicamente, salgada	EUA/Portugal
Kimmeridgiano (Bathoniano?)	<i>Saurillodon</i>	Scincomorpha	Seiffert, 1973	Fm. Guimarota/Fm. Alcobaça/Fm. Morrison/Kirtlington Quarry		Lagunar com influxo de água doce e, periodicamente, salgada/Regiões costeiras pantanosas	Portugal/EUA/Inglaterra
Kimmeridgiano	<i>Euposaurus</i>	?	Jourdan, 1862	Fm. Cerin	x	Lagoa tropical em comunicação com laguna de arrecifees (reef lagoon)	França
Kimmeridgiano	<i>Sharovisaurus</i>	Scincomorpha/Anguimorpha	Hecht e Hecht, 1984	Fm. Karatu	x	Lago	Cazaquistão
Oxfordiano	<i>Tedorosaurus</i>	?	Shikama, 1969	Gr. Tetori		Planície de inundação com lagos efêmeros Achei numa referência de Evans <i>et al</i> 1998	Japão
Calloviano	<i>Changetisaurus</i>	Scincomorpha/Anguimorpha/não-	Fiederov e	Fm.		Fluvial (planície	Quirguistão

	<i>estesi</i>	Squamata?	Nessov, 1992	Balabansai	de inundaçã	
Bathoniano	<i>Oxiella</i>	?	Evans, 1998	Kirtlington Quarry	Regiões costeiras pantanosas, riachos, lagunas e lagos	Inglaterra
Bathoniano	<i>Balnealacerta</i>	Scincomorpha/?	Evans, 1998	Kirtlington Quarry	Regiões costeiras pantanosas, riachos, lagunas e lagos	Inglaterra
Bathoniano	<i>Bellairsia</i>	Scincomorpha	Evans, 1998	Kirtlington Quarry	Regiões costeiras pantanosas, riachos, lagunas e lagos	Inglaterra
Mesojurássico	<i>Marmoretta oxoniensis*</i>	Stem-Squamata	Evans 1991	Old Cement Works Quarry	Lagoa de água doce	Inglaterra
Toarciano	<i>Paikasisaurus indicus</i>	?	Yadagiri, 1986	Fm. Kota	Fluvial-lacustre	India
<b>TRIÁSSICO</b>						
Anisiano	<i>Megachirella wachtleri*</i>	Stem-Squamata	Renesto e Posenato, 2003	Fm. Dont Dolomites	Bacia marinha em conexão com tormetas do âmbito terrestre	Italia

### Quadro A6. Registro Mesozoico de Squamata na América do Sul.

**Nota:** Os dados, não inclusos das descrições originais foram obtidos de: Candeiro (2005); Daza *et al.* (2012); Filippi e Garrido (2012); Gauthier *et al.* (2012); Manzig *et al.* (2014); Pinheiro (2014); Silva *et al.* (2005); Simões (2012); Simões *et al.* (2015a); Simões *et al.* (2015b). L: Largerstätten.

Idade	Táxon	Autor(es)	Identidade taxonômica	Unidade Geológica	Ambiente	País
<b>CRETÁCEO</b>						
Campaniano-Maastrichtiano	<i>Pristiguana brasiliensis</i>	Estes e Price, 1973	Táxon-irmão de Iguania ?	Fm. Marília (Gr. Bauru)	Leque aluvial	Brasil
Neocretáceo/Campaniano?	Indet.	Brizuela, 2010	Scleroglossa	Fm. Anacleto	Depósitos tipo overbank	Argentina
Campaniano-Maastrichtiano	Indet.	Albino, 2007	?Teiidae	Fm. Los Alamitos	Transicional, água doce para marinho	Argentina
Campaniano	Indet.	Albino, 2002, 2007, 2011	?Teiidae	Fm. Anacleto	Depósitos tipo overbank	Argentina
Turoniano-Campaniano	<i>Gueragama sulamericana</i>	Simões <i>et al.</i> , 2015	Iguania Acrodonta	Fm. Goio-Erê (Gr. Caiuá)	Deserto com zonas úmidas interdunais	Brasil
Turoniano-Santoniano	<i>Brasiliguana prudentis</i>	Nava e Martinelli, 2011	Iguania	Fm. Adamantina (Gr. Bauru)	Fluvial	Brasil
Turoniano-Santoniano	Indet.	Candeiro <i>et al.</i> , 2009	Squamata "lagarto"	Fm. Adamantina (Gr. Bauru)	Fluvial	Brasil
Cenomaniano-Turoniano	Indet.	Apesteguia <i>et al.</i> , 2005	?Iguanidae	Fm. Candeleros (La Buitrera)	Fluvial-Lacustre	Argentina
Aptiano-Albiano	<i>Calanguban alamoii</i>	Simões <i>et al.</i> , 2014	Scincomorpha	Fm. Crato	x Lacustre	Brasil
Aptiano-Albiano	<i>Tijubina ponteii</i>	Bomfim-Júnior e Marques, 1997	Evansauria	Fm. Crato	x Lacustre	Brasil
Aptiano-Albiano	<i>Olindalacerta brasiliensis</i>	Evans e Yabumoto, 1998	Relacionado com Scleroglossa	Fm. Crato	x Lacustre	Brasil

**Quadro A7. Dentição em Palatinos de Rhynchocephalia com palatino exposto.**

**Nota:** Os dados foram tirados a partir das descrições originais (Ver tabela A3 para procurar autores). \* As características destes taxa foram tiradas a partir das ilustrações nos trabalhos, uma vez que não estavam disponíveis nos textos. \*\* As observações para esta espécie foram tiradas através de observação direta nos exemplares. Lacunas em cinza: não-aplicável. Ponto de interrogação: feição não acessível.

Táxon	Fileira lateral # dentes	Fileiras extras	Dente isolado	Flanges PI/dentes	Ornamentação
<i>Patagosphenos watuku</i>	>7	?	?	Ausente	Ausente
<i>Priosphenodon avelasi</i>	Presente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
<i>Priosphenodon minimus</i>	~10	Ausente	Ausente	Posterolateral	Ausente
<i>Pleurosaurus ginsburgi</i>	Presente	Ausente	?		
<i>Oenosaurus muehlheimensis</i>	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
<i>Vadasaurus herzogi</i>	Presente	?	?	Ausente	Ausente
<i>Palaeopleurosaurus posidoniae</i>	Presente	Ausente	?	Ausente	Ausente
<i>Godavarisaurus lateefi</i>	~4	Ausente	?	Flanges incipientes	Ausente
<i>Rebbanasaurus jaini</i>	~6	Crista dentária, com dentes bem diferenciados	?	Ausente	Presente
<i>Zapatadon ejidoensis</i>	~4	Ausente	?	Ausente	Ausente
<i>"Clevosaurus wangi</i>	Presente	Ausente	Presente	Ausente	Ausente
<i>Clevosaurus mcgilli*</i>	Presente	Ausente	Presente	Ausente	Ausente
<i>Clevosaurus petilus</i>	Presente	Ausente	?	Ausente	Ausente
<i>Clevosaurus bairdi</i>	Presente	Ausente	?	Ausente	Ausente
<i>Gephyrosaurus bridensis</i>	~16	Uma fileira + dentes dispersos aleatoriamente		Ausente	Ausente
<i>Clevosaurus convallis</i>	5	?	Presente	Ausente	Ausente

<b><i>Clevosaurus sp*</i></b>	~5	Ausente	?	Ausente	Ausente
<b><i>Clevosaurus cambrica</i></b>	6	Ausente	Presente	Ausente	Ausente
<b><i>Clevosaurus sectumsemper</i></b>	6	Ausente	Presente	Ausente	Ausente
<b><i>Diphydontosaurus avonis</i></b>	8-9	Três fileiras	Ausente	Ausente	Presente
<b><i>Planocephalosaurus robinsonae</i></b>	~9	Uma fileira + uma fileira pequena*	Pequena fileira, ou dois dentes isolados?	Ausente	Presente
<b><i>Clevosaurus brasiliensis**</i></b>	6-7	Uma crista, que parece ser de dentes fusionados	Presente (tem mutações)	Alguns dentes com flanges	Ausente
<b><i>Sphenotitan leyesi*</i></b>	~13	Ausente	Pequeno conjunto de 15 dentes cônicos	Lateral e medial	Ausente
<b><i>Clevosaurus hudsoni</i></b>	5-6	Ausente	Presente	Ausente	Ausente
<b><i>Clevosaurus minor</i></b>	Min. 2	Ausente	Presente	Ausente	Ausente
<b><i>Polysphenodon sp.*</i></b>	7	Ausente	Presente	Ausente	Ausente
<b><i>Brachyrhinodon taylori*</i></b>	6-7	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente

